Г.Д. Якушкин

ОВЦЕБЫКИ НА ТАЙМЫРЕ

G.D. Yakushkin

THE MUSKOXEN IN TAIMYR





ОБ АВТОРЕ МОНОГРАФИИ

Г.Д. Якушкин работает в Научно-исследовательском институте сельского хозяйства Крайнего Севера СО РАСХН (г. Норильск) более 35 лет, с 1961 г. Имея биологическое образование, он изучил многообразный животный мир тундровой зоны Таймыра, ежегодно выезжал в длительные экспедиции. В 1967 г. стал кандидатом биологических наук.

За период научной деятельности он участвовал в написании ряда монографий, опубликовал более 100 научных статей в отечественных и зарубежных изданиях Г.Д. Якушкин — автор двух красочных фотоальбомов о живой природе Таймыра.

В 1974 г. в его научной работе наступил переломный момент. В институте он возглавил лабораторию по акклиматизации овцебыка. Григорий Дмитриевич дважды побывал в Канаде и доставил на Таймыр первую группу этих уникальных животных. Через год поступила вторая партия овцебыков с Аляски. Так началась ответственная, долгая и кропотливая работа по акклиматизации и расселению нового копытного вида в тундрах Таймыра.

За более чем 20-летний период в этом уникальном эксперименте были достигнуты впечатляющие результаты. Создана жизнеспособная, экологически устойчивая популяция овцебыка. О поэтапном формировании популяции сообщалось в научных журналах, на конференциях и симпозиумах в нашей стране и за рубежом. Итогом обширных исследований по овцебыкам Таймыра явилась настоящая монография.

В1996 г. Г.Д. Якушкину присвоено звание члена-корреспондента Петровской академии наук и искусств.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
КРАЙНЕГО СЕВЕРА

Г.Д. ЯКУШКИН

ОВЦЕБЫКИ НА ТАЙМЫРЕ

НОВОСИБИРСК 1998

УДК 636.29.5

Якушкин Г.Д. Овцебыки на Таймыре / РАСХН. Сиб отд-ние. НИИСХ Крайнего Севера . — Новосибирск, 1998. — 236 с.

В монографии впервые изложены результаты 20-летнего периода акклиматизации и расселения овцебыка в тундровой зоне полуострова Таймыр. Обобщены обширные исследования по морфофизиологии, экологии, биологии и этологии животных. Показан процесс формирования и становления природной популяции овцебыка, роста ее численности и расширения ареала. Разработана и предложена схема фаз и уровней акклиматизационного процесса для арктического копытного вида. Биоэкологические показатели таймырской популяции даны в сравнении с аналогичными показателями зарубежных аборигенных и интродуцированных популяций овцебыка.

Приведены сведения о прошлом, современном состоянии и расселении уникального вида. Составлена компьютерная модель динамики таймырской популяции овцебыка на ближайшее десятилетие. Рассмотрены возможности искусственного расселения вида в других регионах Российской Арктики.

Книга предназначена для биологов научных и природоохранных учреждений северных регионов, преподавателей школ, колледжей, вузов, студентов и аспирантов биологического профиля, а также для любителей природы Крайнего Севера.

Утверждена ученым советом НИИСС Крайнего Севера (протокол №3 от 30 декабря 1997 г.)

Рецензент: канд. с.-х. наук *Г.Л. Рогальский*
Научный редактор: канд. биол. наук *Я.И. Кокорев*
Редакторы: *И.Н. Пикулева, А.Г. Куприяшкин*
Фото *Г.Д. Якушкина*

ВВЕДЕНИЕ

В последней четверти XX в. в биологической науке России произошло историческое событие: в двух тундровых районах — на полуострове Таймыр и острове Врангеля — созданы жизнеспособные популяции нового копытного вида — овцебыка, или мускусного быка. Для этого потребовался довольно длительный период акклиматизации и формирования природных популяций. На Таймыре возникновение крупной, динамичной популяции стало возможным благодаря усилиям биологов-охотоведов НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера Сибирского отделения Российской академии сельскохозяйственных наук, удачному подбору места выпуска, наличию в районе интродукции благоприятной среды обитания, правильной стратегии акклиматизации. Для многих известных зоологов страны это важное государственное мероприятие, потребовавшее долгой и кропотливой работы в условиях Арктики, казалось невыполнимым лишь по той простой причине, что акклиматизация ряда чужеземных видов в прошлом была не совсем удачной.

Длительные периоды изгородного содержания и естественного обитания овцебыков на Таймыре позволили создать экологически стабильную популяцию. Она возникла из животных двух популяций — с о. Банкс (Канада) и о. Нунивак (Аляска), и потому ее можно считать генетически более разнородной и устойчивой, хорошо адаптированной в новой среде.

Автор проводил многолетние полевые исследования по биологии и экологии овцебыков на стационаре "Бикада" в северо-восточной части Таймыра совместно с коллегами С.В. Алабугиным, Н.Ф. Арсентьевой, В.Ф. Дороговым, О.П. Кацарским, Я.И.Кокоревым, Л.А.Колпащиковым, О.Р.Крашевским, В.В. Ликонцевым, Н.А. Логвиненко, Н.В. Матюшенковым, В.А. Никитиным, Б.М. Павловым, В.В. Рапотой, В.Ф. Черноусом. При длительных и регулярных выездах на Бикаду сменных групп сотрудников и лаборантов института собирался объемный и ценный полевой материал. Всех коллег по работе автор благодарит за неоценимую помощь. Более 10 лет отдала изучению почв, растительности и пастбищ овцебыков в долине р. Бикада — Нгуома группа научных сотрудников МГУ, возглавляемая Е.Б. Поспеловой и В.М. Орловым. За их большой кропотливый труд выражаю особую признательность. Деятельную поддержку в работах по акклиматизации овцебыка биологам НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера оказывали бывшие руководители института, профессора В.А. Забродин и А.И. Соломаха. За помощь в подготовке, редактировании и оформлении монографии автор сердечно благодарит Я.И. Кокорева, А.Г. Куприяшкина, И.Н. Пикулеву, О.А. Беглецова и спонсоров — коренных норильчан О.Р. Крашевского и В.В. Пономоренко.

Глава I

ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА

Бык мускусный, или овцебык известен зарубежной науке с первых десятилетий XVIII в. Первым европейцем, увидевшим этого зверя в тундрах Канады в 1689 г., был работник пушной компании "Гудзонбэй" англичанин Генри Келси. Исследуя район Гудзонова залива, он встретил двух "бизонов" неопределенной формы: тело их было крупное, рога причудливо изгибались, а шерсть на теле спускалась до копыт (цит. по Rowell, 1990). История свидетельствует, что туземцы арктических районов — эскимосы и северные индейцы — издревле знали этих животных, охотились на них, величали их умингмаками (бородатыми). Пришлые белые люди — китобои, скупщики пушнины, полярные исследователи — называли их по-разному: полярные звери, арктические буйволы, мускусные быки.

Автором самого первого опубликованного отчета по этим животным в 1720 г. был французский офицер береговой охраны района Гудзонова залива Николас Жереми. Эти материалы послужили основой для введения нового вида в систематическую зоологию под названием бык мускусный (Rowell, 1990). Принятое название (Bos moschatus) продержалось в науке около 100 лет, хотя и сейчас на английском языке его именуют также — muskox. Тем не менее слово "мускусный" не имеет ничего общего с мускусными железами и истинным мускусом (Wilkinson, 1971). Оно произошло, очевидно, от слова "musked" — болотистая местность у индейцев кри (Vibe et al., 1982). Как заметил полярный исследователь В. Стефансон, название этого зверя остается "неразрешимой исторической тайной" (Rowell, 1990).

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ

В современной систематике овцебык мускусный (Ovibos moschatus) считается монотипичным видом единственного рода Ovibos семейства полорогих — Bovidae. Этому виду посвящено много литературы, но систематическое положение его остается до сих пор спорным и не совсем ясным. До начала XIX в. овцебык считался представителем подсемейства бычьих (Bovinae) и рода быков (Bos). Циммерман ввел его в систематическую зоологию в 1780 г. под названием Bos moschatus (бык мускусный). Де Блэнвилл (1816) убрал вид из рода Bos и выделил его в монотипичный род Ovibos, тем самым подчеркнув его сходство как с родом баранов, так и родом быков (цит. по Соколову, 1953). Перевод слова "Ovibos" с латинского означает

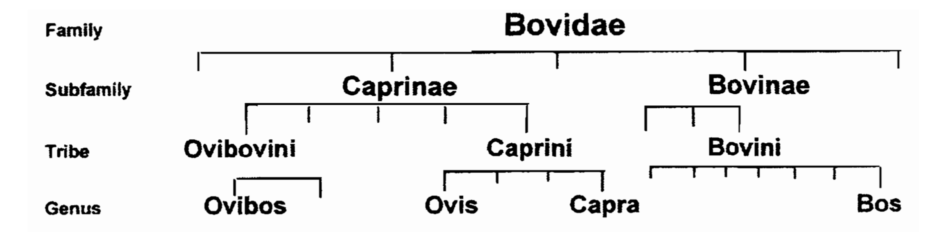


Рис. 1. Таксономическая связь между овцебыками и другими представителями семейства Bovidae (Simpson, 1945, цит. по “Muskox. International Studbook for.”, 1990)

буквально "баранобык". В дальнейшем некоторые систематики относили овцебыка то ближе к быкам, то к баранам и даже выделяли его в отдельное подсемейство Ovibovinae. Потом Аллен (1913) вновь включил род Ovibos в подсемейство бычьих, считая его близким родственником рода Bison. Таксономисты с этим не согласились и продолжали искать и предлагать иную интерпретацию. Наконец Г. Симпсон (Simpson, 1945) впервые отнес род Ovibos к подсемейству Caprinae (козлов и баранов) и выделил в его пределах трибу Ovibovini. Классификация Г. Симпсона стала широко применяться и используется до настоящего времени (рис. 1). Тем не менее, таксономисты продолжают спорить о систематической связи овцебыка с другими родами. Некоторые исследователи вновь подняли трибу Ovibovini до уровня подсемейства (цит. по Rowell, 1990).

Во внешнем облике, строении черепа, зубов, в поведении овцебык проявляет черты быков, анатомически и серологически он стоит ближе к баранам, или овцам. В частности, у него нашли жирную кислоту, свойственную только баранам (Moody, 1958; Tener, 1965). Однако Р. Слоэн и др. (Sloan et al., 1961) установили, что белок сыворотки молока овцебыков очень схож с таковым рода быков. Пока не ясно, к кому овцебык ближе — к баранам или быкам, но факт заключается в том, что он имеет большую таксономическую близость с обоими родами (Rowell, 1990).

Как показывает анализ кариотипов представителей семейства полорогих, овцебык по диплоидному набору хромосом (2n=48) отличается от бизона, зубра, яка, крупного рогатого скота (2n=60) и овцы (2n=54) (Teitz, Teal, 1967; Соколов, 1979; Gessain, 1984). Однако по числу хромосом он идентичен с одним из видов индийских буйволов (Bubalus buffelus). Не исключено, что эти виды имели в далеком прошлом эволюционную связь. Буйволоподобность современного овцебыка внешне заметна. Если диплоидное число хромосом в пределах рассматриваемого семейства значительно варьирует (48-60), то число хромосомных плеч сравнительно постоянно и колеблется в пределах 58-62, что свидетельствует о цитогенетическом сходстве многих видов Bovidae (Desaulniers et al., 1989). У овцебыка число хромосомных плеч равно 60 (Heck et al., 1968; Rowell, 1990). Исследование у этого вида хромосомных ленточных конфигураций показывает их гомологию с другими членами семейства полорогих (Rowell, 1990). Но они вряд ли могут служить решающим критерием при определении таксономического ранга видов и ро-

дов. Применение новых методик молекулярной биологии в сочетании с протеиновой таксономией, возможно, позволит определить степень наследственных различий между формами и группами, решить важные вопросы эволюционной и систематической биологии, и, может быть, разрешить, наконец, таксономический спор в отношении овцебыка.

Самым ближайшим родственником мускусного быка многие систематики считают такина (Budorcas taxicolor). Еще Г. Симпсон (Simpson, 1945) поместил эти два вида в одну трибу (группу родов), указывая на их общего предка. Данные по ископаемым животным, по-видимому, подтверждают эту теорию (Harington, 1977; Jia-Yan Wu, 1989). Такин обитает в Центральной Азии — горных районах Китая, Бирмы, Индии, Бутана. По конституции, размеру и массе тела, строению черепа, зубов и хромосомной структуре такин близок к овцебыку (Jia-Yan Wu, 1989). Но между ними имеются и определенные расхождения (Neas, Hoffman, 1987). По этой причине некоторые систематики еще в начале XX в. выделяли род Budorcas в отдельное подсемейство. Число хромосом у такина больше (2n=52), чем у овцебыка, а число хромосомных плеч одинаковое — 60 (Heck et al., 1968). В последнее время установлена филогенетическая связь между этими видами, основанная на высоком расщеплении ленточных хромосом (Pasitschniak-Arts et al., 1992). Этим подкреплено их близкое эволюционное развитие (Harington, 1989; Jia-Yan Wu, 1989). Род Budorcas включен в трибу Ovibovini подсемейства Caprinae. К данной трибе относятся и вымершие виды родов Symbos, Bootherium, Ovibos, Praeovibos и др.

Современный монотипичный вид овцебыка подразделяется зарубежными зоологами лишь на два подвида: Ovibos moschatus moschatus Zimmerman, 1780, и O.m.wardi Lydekker, 1900. Первый (тундровый) распространен в материковой арктической части Канады, второй (белоголовый) — на островах Канадского архипелага и в Гренландии. Выделяемый с начала XX в. третий подвид из района Гудзонова залива (материковая часть Канады) — O.m.niphoecus не получил широкого признания. В настоящее время он включен в подвид O.m.moschatus. Как отмечает Тенер (Tener, 1965), для выделения его в самостоятельный подвид таксономических и статистических оснований не имеется. Об этом же он говорил на II Международном симпозиуме по овцебыку в 1987 г. (Канада). По Д. Эркхарту (Urquhart, 1982), подвидовое образование у данного вида произошло в период последнего Висконсинского оледенения. Вид такинов подразделен на 4 подвида, из них 2 обитают на территории Китая и занесены в Международную Красную книгу.

Следует подчеркнуть, что абсолютная экологическая однородность районов Арктики, отсутствие непреодолимых географических барьеров, медленный рост численности вида приводят к генетической однородности популяций овцебыков во многих регионах. Даже между материковыми и островными канадскими популяциями наблюдается морфологическое сходство. В отдельных частях их обитания наблюдается контакт между популяциями двух подвидов овцебыка, процесс гибридизации (Tener, 1965; Groves, 1995). Анализ 860 основных пар хромосом от 37 овцебыков из 8 популяций (Groves, 1995) показал, что на внутривидовом уровне генетические вариации были слабыми, различия между подвидами не точны. Идентичные генотипы

наблюдались как в популяциях O.m.moschatus, так и в популяциях O.m.wardi. Результаты электрофоретических исследований гренландских аборигенных и интродуцированных аляскинских овцебыков также не дали генетической вариации между этими близкими по происхождению популяциями. Вообще было установлено, что овцебыки имеют меньшую генетическую изменчивость, чем большинство других видов копытных (Fleischman, 1986). По П. Гровес (Groves, 1995), долгая эволюция явилась, очевидно, тем узким местом, которая привела к крайне низкому уровню генетических изменений среди овцебыков.

На овцебыках Таймыра (n=3) в 1988 г. с помощью электрофореза изучены сывороточные белки (Институт цитологии и генетики СО АН РАН). Выявлено, что данные особи имели идентичные электрофоретические спектры. Сопоставление гомологичных белков у ряда видов копытных показало, что подвижность альбуминов и постальбуминов в электрическом поле одинакова у овцебыков, овец и коров. Трансферрины овцебыков на электрофореграмме занимают промежуточное положение между трансферринами овец и коров.

ОБЩЕЕ ОПИСАНИЕ

В процессе длительной эволюции мускусный бык приобрел характерные черты в облике, строении тела, морфофизиологии, образе жизни, поведении. Он адаптирован к жестким условиям среды, скудным кормам. У него генетически закреплены признаки укороченности выступающих частей тела, что связано с проблемой теплорегуляции в холодном климате. Форма тела компактная, приземистая, слегка вытянутая. Густой и пышный волосяной покров придает зверю внешнюю округлость. Конечности короткие и толстые, голова крупная, морда широкая. Уши небольшие, концы их заострены и хорошо заметны позади основания рогов. Хвост очень короткий, густо покрыт шерстью и скрыт на огузке. Шея умеренно короткая и глубокая дорзовентрально. Грудная клетка широкая. В плечевой области имеется высокий горб, как у яков и бизонов. Он резко выделяется у взрослых особей, его мышцы, прикрепленные к длинным остистым отросткам позвонков, служат для поддержания тяжелой головы. На горбу (холке) — самая высокая точка тела животного над уровнем земли. У взрослых самцов грива на горбу рыжая, всегда вздыбленна и придает зверю еще большую видимость мощи (рис. 2). На подбородке и горле имеется "борода" из длинных черных волос. Массивная мускулатура развита на груди, плечах, шее, спине, огузке. В области груди — самая большая глубина тела (McDonald, Freeman, 1984).

У овцебыков самцы и самки имеют рога, никогда их не сбрасывают, но с возрастом нередки случаи поломки концов. Рога появляются на первом году жизни, к четырем годам они достигают наибольшего развала, а к шести — полного развития. Основания рогов утолщены и расширены, на остальной части они имеют в поперечнике почти круглую форму. У взрослых самцов рога очень мощные, с большим прогибом и острыми концами, направленными вперед вверх и несколько наружу. С пяти лет основания рогов у самцов начинают утолщаться в виде бугров и почти сходятся на темени и лбу, покрываются



Рис. 2. Овцебык (Ovibos moschatus wardi). Взрослый самец

продольными бороздками. И рога, и бугры служат оружием для турнирных схваток, защиты от крупных хищников. У самок рога тоньше и не имеют у основания заметных утолщений. Они также выполняют функцию защиты. Общий окрас рогов у молодых и взрослых особей светлый с черными концами, у старых — темно-серый. Взрослые самцы значительно крупнее самок, отдельные из них имеют массу тела до 400 кг. Половая зрелость у большинства самок наступает на втором или третьем году жизни, у самцов — после трех лет. Полного физического развития самки достигают к 5–7 годам, самцы — к 6–7 (Tener, 1965; Hubert, 1974; Chaplin, Stivens, 1989).

У овцебыков копыта довольно большие, темно-бурого или черного цвета, имеют округлую и слегка выпуклую форму с нижними острыми краями и относительно мягкими и широкими пятками снизу. Все это позволяет животным уверенно передвигаться по твердому насту, не скользить, быстро забираться на крутые каменистые склоны и сопки. Передние копыта несколько крупнее задних, что связано с добыванием корма зимой, — они функционируют как лопаты при разгребании снега (Gray, 1990). Боковые копытца небольшие, они короче, чем у северного оленя или карибу, и не оставляют отпечатков на твердом снегу или грунте. Округлый след овцебыка от двух основных копыт легко отличим от широкого следа четырех копыт северного оленя. На рыхлом снегу овцебык тонет сильнее, чем карибу.

Хотя взрослые особи несколько тяжеловаты и медлительны, при внезапной опасности проявляют молниеносную реакцию, особенно самки-лидеры, имеющие телят. Звери быстро группируются, занимают оборону или уходят галопом (Якушкин, 1983а). При преследовании стада на снегоходе скорость животных может достигать 25–35 км/ч и сохраняться на дистанции в несколько километров (Малыгин, Кацарский, 1978).

У мускусных быков на морде в углублении слезной кости расположена пара довольно крупных преорбитальных (подглазничных) желез, имеющих волосовидный проток наружу. Они функционируют в течение года у обоих полов, но значительно эффективнее у самцов, особенно в период половой активности. Железы снаружи хорошо заметны в виде сероватых маслянистых пятен. Выделение секрета железы происходит, когда животное трется мордой о выставленную переднюю ногу или субстрат, и служит сигналом во время агонистических демонстраций и схваток самцов, при появлении вблизи волков, собак, людей. По нашим наблюдениям, маркировка территории секретом этих желез проявляется слабо. Секрет желез имеет маслянистую субстанцию со сладковатым запахом (Rowell, 1990), не имеющим ничего общего с мускусом. У овцебыков нет мускусных желез (Vibe et al., 1982). Неприятный резкий запах у самцов исходит из области препуция во время гона. Потовые железы есть на шее, боках, спине, но их нет на задних конечностях (Flood et al., 1989; Rowell, 1990).

Органы чувств и инстинкты у овцебыков развиты достаточно хорошо (Smith, 1976; Vibe et al., 1982; Якушкин, 1983а). Глаза крупные, спроектированы вбок, глазные яблоки лежат в орбитальных трубках. Зверь видит предметы под большим углом зрения, различает их в темноте, в полярную ночь (Gray, 1990). Обоняние позволяет находить продуктивные участки пастбищ, корм под снегом, чувствовать приближение врага. Но оно намного слабее, чем, например, у дикого северного оленя. У овцебыков не так сильно развита звуковая сигнализация, они больше пользуются слуховой и оптической связью. При зрительном обнаружении стада или подходе к нему взрослый самец издает глубокие гортанные звуки, характерные только для этого вида. Самцы ревут при турнирных схватках, при спаривании также издают звуки. В момент тревоги самцы и самки фыркают, сопят. Призывно блеют в поисках матерей телята. Вымя у самок довольно маленькое, имеет 4 коротких соска, покрытых волосом (Tener, 1965).

Мускусные быки относятся к животным с высокоразвитым инстинктом стадности. Социальные связи сильно проявляются у молодых особей и самок с телятами. Самцы же могут существовать и в стадах, и вне их, порой покидают сородичей навсегда, мигрируя на большие расстояния. Пространственное размещение стад отличается иногда сильной разбросанностью, что обусловлено сезонной сменой пастбищ. Однако контакты между ними нередки. К зиме отдельные стада укрупняются, летом дробятся или временно объединяются (Якушкин, 1992).

Животные хорошо адаптированы к открытым пространствам, горному и равнинному ландшафтам, тундровому типу растительности, обладают способностью к быстрому нагулу, к осени набирают значительные жировые запасы, тело их приобретает округлую форму. К концу зимы и весной они за-

метно теряют в массе, порой выглядят тощими и плоскими. Издали силуэты зверей кажутся черными и хорошо заметны на заснеженной тундре. Однако истинный окрас их тела — темно-бурый, в летнюю пору сливающийся с фоном каменистой тундры.

Как утверждают Дж. Макдональд и Л. Фримэн, по форме тела овцебык больше похож на яка, чем на бизона или барана (McDonald, Freeman, 1984). С этим можно согласиться. Наши многолетние наблюдения и исследования по таймырским овцебыкам свидетельствуют, что по своему облику, поведению, годовому жизненному циклу, репродукции, строению черепа и зубов они стоят, несомненно, ближе к быкам, чем к козлообразным.

Мускусный бык — исключительно развитый общественный вид, для него характерна элементарная рассудочная деятельность, он сообразителен, быстро усваивает информацию окружающей среды. Мозг у него относительно большой. Молодые особи легко приручаются, усваивают команды (Тил, 1978).

Предельный срок жизни овцебыков равен 23–24 годам (Tener, 1965; Alendal, 1984; Gray, 1987). Однако большинство их заканчивает жизнь намного раньше, в возрасте 10–12 лет (Vibe et al., 1982). Результаты определения возраста овцебыков в Восточной Гренландии на большом остеологическом материале за ряд десятилетий показали, что большая часть самцов погибла до 11 лет, самок — до 16 лет (Aastrup, Thing, 1987). На Таймыре отдельные особи интродуцированного стада дожили до 15–17 лет, а большинство закончили жизнь в 11–14 лет.

АДАПТАЦИЯ К АРКТИЧЕСКОЙ СРЕДЕ

Для овцебыков характерна высокая экологическая пластичность к динамичной среде обитания. Из многих генетически близких к мускусному быку родов и видов периода плейстоцена сохранился до наших дней только этот. Он оказался более специализированным, лучше адаптированным к сухому холодному климату того периода в приледниковых областях. Во время мощных оледенений его эколого-морфологическая приспособленность к ландшафтам арктических тундростепей была значительно большей, чем у мамонта, шерстистого носорога, лошади, бизона (Верещагин, 1959а). Уже первые представители архаичных овцебыков были хорошо адаптированы к арктическому климату, ибо существовали, к примеру, в таком полярном регионе, как Берингия. Из многих крупных травоядных животных мамонтовой фауны только овцебык обладал мощным меховым покровом, был высоко адаптирован к арктическим условиям, мог переносить сильные морозы при наличии и доступности кормов. Стойкое приспособление рассматриваемого вида к суровому климату сохранилось до сих пор. Как обитатель современных тундр, он показывает высокую пластичность в морфофизиологии, питании, репродукции, поведении (Klein, 1995).

Тем не менее, в голоцене мускусного быка не стало на всей северной части Евразии. Последняя небольшая популяция этого вида исчезла на севере Таймыра около 3000 лет назад. По предположению Н.К. Верещагина (1979),

главной причиной ее исчезновения был не человек, а крайне неблагоприятные природные условия. Можно считать чудом сохранение доисторического овцебыка на североамериканском континенте, причем лишь на отдельных, ограниченных участках, где стации переживания оказались, очевидно, более подходящими, чем на Таймыре. По-видимому, отдельные временные фазы голоцена были для овцебыка самыми критическими за всю долгую историю его существования.

Современные арктические популяции вида существуют в крайне экстремальных областях, на грани ледовых пространств и суши, где изотерма июля ниже 5–6°С (Tener, 1965; Gray, 1990). К ним относится большая часть арктических островов Канады и Северные земли Гренландии. Материковые и некоторые островные популяции Аляски, Канады, средних частей Гренландии, горных районов Норвегии и Швеции, полуострова Таймыр находятся в более благоприятных условиях среды, где изотерма июля равна 6–10°С, а в некоторых районах 13°С. В самых лучших по климату и кормам условиях находится крупная интродуцированная популяция Западной Гренландии, где темпы прироста стада очень высоки (Olesen, 1993).

Практически все популяции овцебыка в мире испытывают воздействие чередующихся благоприятных, удовлетворительных и неблагоприятных условий среды, а иногда — природных катаклизмов в виде резких отклонений климата от нормы. В такие аномально плохие годы наблюдается катастрофическая гибель животных, резкий спад темпов размножения. Подобные явления периодически отмечаются в Гренландии, Канаде, на Аляске, Таймыре (Vibe, 1967; Tener, 1965; Urquhart, 1982; Gray, 1990; Gunn, 1990; Якушкин, 1992). Изменение климата приводит к репродуктивному провалу, выпаду отдельных генераций в популяциях и соответственно изменению их генетической структуры (Шварц, 1980).

В зарубежной литературе классическим примером пагубного влияния среды на жизнь овцебыков является массовая гибель этих животных в Восточной Гренландии зимой 1953/54 г., когда в прибрежной полосе в результате сильных оттепелей, выпадения дождя и мокрого снега образовалась толстая ледяная корка, закрывшая доступ к подножному корму. От голода погибли почти все телята, годовики и значительная часть взрослых особей (Vibe, 1958, 1967). В указанную и две последующие зимы популяции мускусного быка в Восточной Гренландии сократились наполовину, до 5–10 тыс. особей (Vibe, 1958). На их восстановление потребовалось не менее 20 лет (Ferns, 1977). На некоторых арктических островах Канады резкие колебания численности овцебыка из-за стрессового состояния среды наблюдались в 60–80-х годах. На о. Батерст спад поголовья достигал 70–80% (Tener, 1965; Urquhart, 1982). На о. Принц Патрик приплод у овцебыков в 1986 г. полностью отсутствовал, а на о. Эглинтон он был очень низок (Miller, 1989). Эти и другие сведения говорят о том, что многие современные районы обитания вида вряд ли можно считать зоной экологического оптимума. Вероятнее всего, этот оптимум наблюдался в период верхнего плейстоцена, когда климат был устойчивым и сухим, а растительность богаче.

В современном климате зима с незначительными снегопадами, относительно устойчивыми морозами, наличием и доступностью кормов является

благом для овцебыков (Thing, 1990). Наоборот, влажный климат, мягкие зимы, глубокоснежье, оттепели и гололеды губительны для этих зверей (Vibe, 1958; Tener, 1965 и др.). Очевидно, самый трудный период в жизни овцебыков — это разгар зимы и полярной ночи, в чем мы убедились во время содержания зверей на огороженных тундровых пастбищах в долине р. Бикада-Нгуома (далее — р. Бикада). В это время суровость погоды (сильные морозы в сочетании с жесткими ветрами) резко возрастает, активность животных снижается, в дни продолжительной пурги возникают простудные заболевания, при недокорме гибнут больные, ослабленные особи (Алабугин и др., 1984). Критическая ситуация может возникнуть и в конце зимы (май), когда высота и плотность снежного покрова возрастают, ограничивая доступ животных к кормам.

Овцебыки восприимчивы к резким перепадам атмосферного давления, изменению погоды и соответственно реагируют на это. В пургу они пытаются отыскать более защищенные от ветра места и подолгу лежат, летом в жаркие дни заходят в воду, на лежку уходят на возвышенные обдуваемые места или снежники. В долине р. Бикада стада овцебыков перед наступлением весеннего половодья заблаговременно уходят на более сухие водораздельные плато или склоны, причем отдельные из них пересекают широкое заснеженное русло реки в строго определенные сроки — до момента насыщения толстого слоя снега водой (Якушкин, 1987).

Глубина снежного покрова и доступность кормов являются основными факторами, влияющими на распределение животных зимой. Они выбирают для пастьбы малоснежные участки, которые нередко малокормны, но не требуют больших энергозатрат на добывание пищи. В этом — проявление пастбищной адаптации вида. В бесснежный период года животные практически ничем не ограниченны, тем не менее и в это время для них могут сложиться стрессовые условия среды: очень холодное лето, слабая вегетация растительности, низкая продуктивность пастбищ, и как результат этого — неудовлетворительный нагул, слабый гон, высокая яловость, трудная зимовка, повышенный отход особей. Подобное наблюдалось в конце 80-х годов на Аляске и Таймыре (Бюл. "Muskox", 1991; Якушкин, 1992).

По Г. Темброку (1977), отношения популяции с окружающей средой определяются следующими потребностями: территориальными (пространственными), воспроизводственными, воспитательными, социальными. Все эти требования к среде обитания находятся в тесной взаимосвязи.

Основываясь на высказываниях П. Флуда (Flood, 1991) по экофизиологии овцебыков, можно суммировать следующие особенности их адаптации и жизненного цикла в экстремальных условиях обитания: оптимальное использование репродуктивных возможностей, ограничение темпов размножения при неблагоприятной внешней среде, максимальное потребление пищи в летний период для накопления энергетических запасов, стремление избежать голода и сохранить жизненные силы при малой доступности пастбищ зимой, снижение до минимума суточной активности в зимний период, рождение телят в строго определенные сроки, забота о потомстве, расширение ареала при росте численности.

Размеры и масса тела

У млекопитающих, в том числе копытных, размеры тела, темпы роста и морфофизиологические особенности являются важнейшими видовыми признаками конкретных популяций (Шварц, 1977). Более крупные животные нуждаются в большом количестве пищи. При обильном и качественном корме естественный отбор способствует увеличению размеров особей (Некипелов, 1974). Данные закономерности характерны и для овцебыка.

Овцебык — довольно крупное травоядное животное, по размерам и массе он ближе стоит к такину и яку, но значительно меньше зубра и бизона. Для рассматриваемого вида характерен половой диморфизм: самцы значительно крупнее самок. Кроме того, наблюдаются популяционные различия и сезонные колебания массы тела животных. Для мускусного быка наиболее показательны характеристики периода конца зимы (апрель — май), когда чаще всего и производится научный отстрел зверей. По отдельным крупным популяциям имеются показатели периодов весны и осени. Наибольшие потери массы тела происходят зимой и весной, а резкое увеличение — летом и осенью.

Вариабельность размеров тела овцебыка между аборигенными популяциями разных регионов менее заметна (табл. 1). Многие зарубежные биологи берут лишь 2–3 основных промера: длину тела без хвоста, высоту в холке и обхват груди за лопатками. Видимо, исследователи считают, что этих показателей вполне достаточно, чтобы иметь представление о размерах животного.

По обобщенным средним показателям, длина тела взрослых самцов равна 225 см, высота в холке — 135 (Соколов, 1979; Urquhart, 1982). На фермах овцебыки крупнее, причем самцы достигают максимума высоты в холке к 5–6 годам, а самки еще продолжают медленно расти до 7 лет (Chaplin, Stevens, 1989). Большой разброс в показателях размера тела среди природных популяций овцебыка связан, вероятно, не только с морфологическими отличиями той или иной популяции, но и разным подходом к методике измерений. В этом аспекте показательны более точные измерения американских ученых Дж. Макдональда и Л. Фримэна (1984), которые по специальной методике сделали 44 промера взрослой самки овцебыка в возрасте 8–10 лет со снятым волосяным покровом. Длина тела самки составила 195 см, высота в холке — 105,7, обхват груди — 146,8. Эти данные близки к средним показателям взрослых самок Таймыра.

Таблица 1

Размеры тела овцебыков из аборигенных популяций Канады (Tener, 1965; Latour, 1987; Rowell, 1990), см

Показатель	Самцы	Самки
Длина тела	197,0–225,4	184,0–199,4
Высота в холке	135,0–152,0	123,0
Обхват груди	186,5	165,0–168,7

Таблица 2

Масса тела овцебыков из разных регионов в конце зимы, кг

Регион	n	Взрослые самцы	Взрослые самки	Источник
Канада				
о. Банкс	—	277	188	Latour, 1987
о. Виктория	33	—	150–180	Adamczewski et al., 1992
о. Девон	11	275	160–180	Hubert, 1974
Гренландия				
Восточная	10	220–248	170–185	Vibe et al., 1982
Западная*	5	290	—	Thing et al., 1986
Таймыр*	6	287	140–150	

* Интродуцированные популяции.

Дж. Тенером (1965) было установлено, что в Канаде материковый подвид овцебыка несколько крупнее островного. В частности, у взрослых самцов первого подвида длина тела 227,9 см, высота в холке — 135,2, у второго соответственно 222,9 и 134,7 см. На о. Банкс, где обитает самая крупная популяция овцебыка в Канаде и мире, размеры животных мельче: длина тела самцов равна 197,0 см (Latour, 1987).

Масса овцебыков в конце зимы в разных популяциях неодинакова. По Дж. Тенеру (1965), взрослые самцы в Канаде весят от 200 до 400 кг. В табл. 2 приводятся уточненные показатели массы животных по разным регионам. Из нее видно, что в крупных аборигенных популяциях овцебыков Канады и Восточной Гренландии масса взрослых самцов колеблется от 220 до 277 кг, самок — в пределах 150–188. К концу осени крупные особи могут достигать 365–400 и 200–320 кг соответственно. Наибольшая масса самца в природе составила 408,2 кг (Tener, 1965; Urquhart, 1982). На фермах США, Канады, Норвегии самцы овцебыков при хорошем кормлении могут достигать 350–400 кг, отдельные особи — 635 и 658, самки — 185–270 и 300 кг соответственно (Tener, 1965; Urquhart, 1982; Vibe et al., 1982; Rowell, 1990; Olesen et al., 1994).

По зарубежным источникам (Thing,1990; Olesen et al.,1994), самая крупная форма овцебыков в природе характерна для интродуцированной популяции Западной Гренландии, самая мелкая — для исконной популяции Северной Гренландии, что напрямую связано с кормовыми условиями. Самцы таймырской популяции овцебыка также довольно крупные, их масса не ниже, чем у самцов Канады и Восточной Гренландии.

Исследованиями зарубежных биологов установлено, что у овцебыков разных возрастных классов в течение зимы происходит постепенное снижение массы тела. Взрослые самцы теряют до 33, самки — до 26% за счет снижения жировых запасов и уменьшения массы мышечной ткани в организме (Thing et al., 1987). Тем не менее, к концу зимы (апрель — май) масса животных не является минимальной. Энергорезервы расходуются не полностью, особенно у самок, что связано с их адаптацией к воспроизводству и сохранению потомства. Добавим, что у разных популяций овцебыков величина потерь энергозапасов к весне может зависеть от условий зимнего сезона, заснеженности пастбищ, характера выпаса, доступности и качества кор-

ма. По нашим наблюдениям и исследованиям, холостые самцы, выпасающиеся зимой вне стад, теряют энергорезервы меньше, чем самцы в стадах. К концу зимы первые имели хорошую упитанность и достаточные запасы подкожного и внутреннего жира. По материалам зарубежных исследований, у взрослых овцебыков с весны до осени также отмечаются значительные изменения массы тела. Так, у животных Восточной Гренландии (Земля Джеймсона) эти изменения таковы: у самцов в конце зимы — 248, весной — 215, осенью — 320 кг, у самок — соответственно 170, 135 и 202 кг (Thing et al., 1987). Следовательно, у обоих полов снижение массы тела весной по сравнению с показателями конца зимы составляет 33–35 кг. На о. Виктория (Канада) колебания массы беременных и лактирующих самок по месяцам зафиксированы следующие: апрель — 180, май — 150–155, июль — 160, август — 200–225, сентябрь — 210–220 кг (Adamczewski et al., 1992). Здесь снижение массы в мае составило 25–30 кг. Потеря массы тела весной физиологически связана с отелом, лактацией, линькой. Это наблюдается и на фермах овцебыков. Летом и осенью увеличение массы тела у обоих полов происходит за счет интенсивного нагула на зеленых кормах. Она возрастает по сравнению с весенней на 60–100 кг. В период половой активности у самцов, особенно у гаремных быков, вновь происходит снижение массы. С сентября после окончания гона самцы набирают максимальную массу. Толщина жира на крестце может достигать у них 7 см (Wilkinson, Shank, 1974). У самок в сентябре слой жира на спине также имеет максимальную толщину — 3,30–4,75 см (Adamczewski et al., 1992).

По овцебыкам таймырской популяции мы не располагаем объемным морфологическим материалом за период ее формирования . Сбор и анализ этих материалов — дело ближайшего будущего. Тем не менее, мы имеем сравнительные показатели почти по всем возрастным классам обоих полов, полученные при иммобилизации, гибели животных и специальном отстреле двух взрослых самцов из первых генераций (табл. 3).

Таблица 3

Сравнительные показатели размеров (см) и массы тела (кг) взрослых овцебыков на Таймыре, апрель — май

Показатель	Самцы (n=3)			Самки (n=3)		
	1	2	3	1	2	3*
Возраст, лет	6	7	8–10	3	4	11
Длина тела	234	233	262	177	203	204
Длина хвоста	6,0	6,0	—	6,0	—	6,5
Длина уха по разрезу	14,0	14,5	—	12,2	—	13,0
Высота в холке	127	133	131	107	117	119
Косая длина туловища	128	132	145	96,7	—	116
Обхват груди	180	185	195	131,5	154	151
Масса	280	320	330	115	140	160
Упитанность	Средняя	Средняя	Средняя	Низкая	Низкая	Низкая

* Самка из интродуцированной группы.



Рис. 3. Один из самых крупных аборигенных самцов таймырской популяции овцебыка. Возраст 9–10 лет, масса тела к середине июля не менее 400 кг

По размерам и массе тела взрослые аборигенные самцы таймырской популяции не уступают особям из других популяций (см. табл. 2 и 3). Обездвиженные одиночные старые холостые самцы в тундре достигали 350–400 кг (рис. 3). По визуальным наблюдениям за многими стадами, крупные размеры имеют также гаремные самцы. Подмечена тенденция к увеличению массы тела аборигенных самцов последующих генераций по мере их дальнейшей адаптации к местным условиям среды. Об этом свидетельствуют такие данные: два канадских самца из интродуцированной группы в возрасте 5 лет, погибшие при стычке в начале августа 1978 г., имели массу 241 и 255 кг, а два аборигенных самца в возрасте 6 и 7 лет, обездвиженные в мае 1988 г., достигали 280 и 320 кг (см. табл. 3). Разница между двумя парами особей составила в среднем 52 кг. Взрослые самки с Таймыра несколько мельче в сравнении с таковыми из других популяций, но это связано с тем, что в пробу попали относительно молодые самки с неполным физическим развитием, причем одна из них (115 кг) была сильно истощена и погибла весной от инфекционной болезни. Аборигенные взрослые и старые самки 8–10 лет по внешнему виду довольно крупные. Очевидно, максимальной массы овцебыки достигают к периоду старения, 10–12 годам (Vibe et al., 1982).

Таблица 4

Соотношение массы тела самцов из разных популяций овцебыка по возрастным классам, кг

Возраст, лет	Канада	Восточная Гренландия	Западная Гренландия	Таймыр
1	80	—	130	85
2	120	—	200	165
4	—	230	285	—
5	275	248	290	250
Старше 5	—	300	325	320

Таблица 5

Линейные (см) и весовые (кг) показатели телят и молодых особей овцебыков на Таймыре, май

Показатель	Телята-самки в возрасте				Годовики		Двухлетки	
	1 день	5–6 дней	10–12 дней	2 мес	самка	самец	самка	самец
Длина тела	69	82	85	119	155	183	203	215
Длина хвоста	3	2,5	3	—	—	—	—	—
Длина уха по разрезу	6	6,3	6.6	—	—	—	—	—
Высота в холке	48	56	59	64	91	100	110	121
Обхват груди	45	45	60,2	83	113	127	146	182
Масса	8,5	12,0	13,7	42	65	95	125	165

Таким образом, наибольшая масса характерна для самцов. Сравнительный анализ их возрастных классов показывает, что животные этого пола из популяции Западной Гренландии имеют наибольшие весовые показатели по всем указанным классам в сравнении с таковыми из других популяций (табл. 4).

На наш взгляд, овцебыки таймырской популяции близки по форме к овцебыкам Восточной Гренландии, Канады (о. Банкс) и северо-востока Аляски. Животных двух последних популяций мы наблюдали в полевых условиях.

Долгая адаптация к арктическим условиям выработала у овцебыков способность к довольно быстрому росту молодняка за короткий (3–4 мес) бесснежный период. В первый месяц жизни новорожденные телята в достатке получают очень питательное материнское молоко, а с началом вегетации растительности переходят на зеленый корм, сдабривая его небольшими порциями молока. При массе 8–10 кг в первый день жизни телята достигают к 2-месячному возрасту 40–45 кг, а к 4 мес — 70–75 (табл. 5). К октябрю масса отдельных самцов-сеголеток может достигать 80–90 кг. В конце зимы и весной масса годовиков обоих полов несколько снижается. Исследованиями на фермах овцебыков установлено, что наибольший рост молодняка в высоту наблюдается с момента рождения до двухлетнего возраста у обоих полов (Chaplin, Stevens, 1989). Подобное происходит и среди особей природных популяций. Двухлетние самцы и самки с Таймыра почти достигают высоты взрослых особей (см. табл. 4, 5). В последующие 3–4 года жизни молодых особей прирост в высоту происходит более медленно.

Морфология отдельных частей тела

Уши и хвост. Из наружных частей тела овцебыка самой короткой является хвост. Он имеет почти прямоугольную форму и тупой конец. У новорожденных телят его длина не превышает 3 см (см. табл. 5). За период взросления животного он удлиняется лишь в 2 раза. Тенденция укороченности свойственна и ушам. У молодых телят их размер равен 6,0–6,5 см, у взрослых особей — 12,2–14,5, т.е. разница также двукратная (см. табл. 3, 5). Совсем иная картина наблюдается с изменением массы тела: у самки она увеличивается — в 17 раз, у самца — в 33 раза по отношению к массе новорожденного детеныша.

Конечности. У телят и взрослых особей они короткие и относительно толстые. За время взросления длина передней ноги увеличивается в 3–4 раза. Задние ноги у этих же особей (измерение по кривой) намного длиннее передних. Кисть у животных очень короткая, округлая. От момента рождения до взрослого состояния ее длина увеличивается только в 2 раза и составляет у взрослых самцов около 37 см при диаметре 5–6 см. Ступня намного длиннее кисти, у тех же самцов она равна 43–47 см.

Копыта. У новорожденных телят два основных копытца небольшие, черного цвета. Края их покрыты хрящевой мякотью желтоватого цвета. Соразмерность копыт у телят недельного возраста и взрослых особей очень мала и идентична соразмерности ушей и хвоста (табл. 6). Взрослые особи имеют относительно крупные округлые копыта со "щеткой" из длинного жесткого волоса бело-кремового цвета у основания. Окружность ноги по "щетке" у взрослых самцов составляет 27–29 см, или на 8–10 см больше окружности кисти и ступни. Передние копыта у обоих полов крупнее задних, что адаптационно связано с добыванием корма в снежный период. Размеры двух боковых копытец небольшие, но они хорошо заметны.

Голова. Морфологические особенности головы у взрослых овцебыков заключаются в том, что она очень массивная, тяжелая, удлиненная. Тяжесть и массивность ей придают крепкие и толстые кости черепной коробки и мощные рога. Она поддерживается на весу мощными мышечными связками шеи и горба. Масса головы без кожи у аборигенных взрослых быков Таймыра равна 20–22 кг, что составляет около 7% массы тела. Длина головы по прямой достигает 57–58 см, или 25,5% длины тела. Дорзальная поверхность ее в латеральной части слегка вогнута, что обусловлено прикреплением рогов к лобным костям. Морда широкая и глубокая, она составляет 60-62% длины

Таблица 6

Размер копыт телят и взрослых овцебыков, см

Возраст	Передние		Задние	
	длина	ширина	длина	ширина
Новорожденная самка	4,7	4,1	4,3	3,7
Недельная самка	4,7	4,6	4,7	4,3
Недельный самец	4,7	4,7	4,4	4,4
Взрослая самка 11 лет	11,0	10,5	10,5	9,0
Взрослый самец 7 лет	13,5	14,2	11,4	11,5

Таблица 7

Масса (г) и размеры (см) глазного яблока взрослого овцебыка

Показатель	Самец 7 лет	Самец 6 лет
Масса глазного яблока	20,5	24,0
Масса хрусталика	—	1,4
Диаметр глаза по горизонтали, короткая ось	32,9	33,5
Диаметр глаза по вертикали	34,0	35,7

Таблица 8

Размеры естественных отверстий на морде овцебыка, мм

Показатель	Самец 7 лет	Самец 6 лет
Разрез рта	240	230
Разрез глаз	45	47
Толщина верхней губы	18	15
Толщина нижней губы	17	16
Расстояние между ноздрями	39	28
Длина ноздри	77	79
Размер зеркала	67x40	58x29
Площадь зеркала, мм^2	2680	1682

головы. Глаза расположены по бокам головы в крупных трубчатых орбитах. Масса глазного яблока 20,5–24,5 г (табл. 7). Цвет радужной оболочки глаза — темно-карий, склеры — темно-бурый, хрусталика — темно-синий. Рот небольшой, 230–240 мм в длину по кривой (табл. 8). По бокам его имеются короткие белые волоски. Губы черные, их толщина не превышает 15–18 мм. Ноздри также черные, длина каждой щели не больше 80 мм. Между ними расположено зеркало треугольной формы, покрытое жестким белым волосом.

Преорбитальные железы. У овцебыков эти парные железы хорошо развиты, имеют грушевидную форму и состоят из плотной массы, лежащей сверху слезной кости, примерно в 6 см ниже глаз. Они имеют глухую трубку, покрытую внутри волосом, открывающуюся наружу протоком (Gray et al., 1989). Пучки серых волос и выделяемый железой липкий секрет хорошо видны у овцебыков на расстоянии. Размер железы взрослого самца с Таймыра равен 36x31x25 мм при массе 16,3 г. Несколько мельче она у 4- летнего самца с фермы Саскачеван (Канада) — 33x26x19 мм, 8,3 г. Взрослый самец с фермы Вермонт (США) имел железу более крупного размера: 45x40x20 мм (Gray et al., 1989). По данным П. Флуда и др. (Flood et al., 1989a), секрет подглазничной железы содержит холестерин, бензольный альдегид и гомологический ряд ненасыщенных лактонов из группы углеродов. Запах этих соединений и выделяемого секрета не имеет ничего общего с мускусом.

Выделение секрета преорбитальной железы характерно для животных всех возрастных классов. У телят ранний случай проявления трения железы отмечен с 10-дневного возраста (Gray et al., 1989). У 1–2-месячного теленка мы наблюдали, как он терся мордой о кочку, ивовый куст и т.п., хотя это больше было похоже на бодание во время игры. У взрослых животных обоих полов железа функционирует, видимо, круглогодично. Однако, по наблюдениям Д. Грэя и др. (1989), выделение секрета в разгар зимы снижается. Уси-

ленное натирание железы наблюдается в период гона, при агонистических демонстрациях, столкновениях между самцами, а также в момент появления вблизи хищников, человека. Животные трут морду о выставленную вперед ногу или субстрат. Выделяемый при этом секрет железы возбуждает не только хозяина, но и других особей в стаде, которые ведут себя предельно осторожно. В летний период, когда в стадах порой отсутствуют взрослые и молодые самцы, лидирующие самки берут на себя функции защиты сородичей и при возникновении опасности раздражаются путем натирания железы. По данным Д. Грэя и др. (1989), в период гона соперники в момент турнирного боя натирают железы до 30–40 раз. Авторы приводят случаи маркировки территории секретом преорбитальных желез, чаще доминирующими самцами. По нашим многолетним наблюдениям, маркировка в естественной среде наблюдается редко и проявляется довольно слабо. По-видимому, овцебыки, обитающие на обширных открытых пространствах, не испытывают в этом видовой или индивидуальной необходимости.

Молочные железы. У взрослой самки овцебыка вымя небольшое, густо покрыто светлым волосом. Длина сосков 35–45 мм, они также покрыты белым, но редким волосом. Отверстия на концах сосков большие (Tener, 1965). По нашим промерам, молодая 4-летняя самка, ни разу не приносившая приплода, имела очень маленькое вымя с небольшими сосками. Их длина составила 15 мм при толщине 8,5. Расстояние между передними и задними сосками 60 мм, между левыми и правыми — 47.

Волосяной покров

Длительный естественный отбор, направленный на максимальную теплоизоляцию тела арктических быков, привел к большому морфологическому разнообразию их волосяного покрова, высокой степени опушения всех частей тела, густоте и чрезвычайной тонкости подшерстка (пуха). Длинные и жесткие кроющие волосы, пронизывая толстый слой пуха, свисают по бокам тела, низу живота и груди в виде бахромы и при лежке служат животному подстилкой. Наружный шерстный покров имеет два основных цвета: темно-бурый и светлый или белый с различными оттенками. Первый преобладает, он способен поглощать больше солнечных лучей и является, таким образом, дополнительным источником тепла в зимний период.

В отечественной и зарубежной литературе имеется немного работ, посвященных морфологической и гистологической характеристике волоса и в целом кожного покрова овцебыков. Некоторые зарубежные исследователи дифференцируют волосы этих животных лишь на две категории: остевые (кроющие) и пуховые. В монографии по канадским овцебыкам Дж. Тенера (1965) даются хотя и ценные, но общие сводные материалы по морфологии шерсти: ее окрасе, линьке, длине остевых и пуховых волос у взрослых особей и телят. И лишь известная нам статья П. Уилкинсона (Wilkinson, 1975) конкретно посвящена одному из специальных вопросов — длине и диаметру волос у мускусного быка. Некоторые сведения о пухе, или кивиуте, данного зверя имеются в статье Р. Уайта и др. (White et al., 1989a).

Нами для морфологических исследований волосяного покрова подвида Ovibos moschatus wardi взят материал от двух самцов в возрасте 5 и 3 лет, новорожденного теленка и частично от самки 11 лет, павших в начальный период их акклиматизации на Таймыре. Взрослые самец и самка были из популяции о. Банкс (Канада), молодой самец — из популяции о. Нунивак, новорожденный теленок — из второй генерации. Исследования проведены во ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства в лаборатории товароведения и стандартизации пушно-мехового и кожевенного сырья. С использованием специальных методик был проанализирован объемный материал по строению, окрасу, длине, тонине и густоте волос с разных частей тела животных, всего 36 проб со свежеснятых шкур и 2590 измеренных волос. Это позволило дать довольно подробную морфологическую характеристику волосяного покрова овцебыка (Якушкин, Олькова, 1988).

Дифференцировка волос. По нашим исследованиям, волосы, составляющие покров взрослых особей и телят овцебыков, подразделяются на направляющие, остевые трех порядков, промежуточные двух порядков и пуховые двух порядков, т.е. на 4 категории и 8 размерных порядков (рис. 4). Все они достоверно отличаются по длине, тонине, наличию или отсутствию гранны и т.п. В пробах изредка встречались тусклые, сухие, ломкие волосы. Не исключено, что это «мертвые» волосы, наличие которых в небольшом количестве характерно для шерсти овец (Литовченко, Воробьев, 1982). Анализ литературы показал, что другие виды копытных (зубр, дикие козы и бараны, овца) не имеют такого морфологического разнообразия волос, как мускусный бык. Даже шерсть ископаемого мамонта — обитателя тех же высоких широт, исследователи дифференцируют только на направляющие, промежуточные (остевые) и пуховые 1–2 порядков (Соколов, Сумина, 1982).

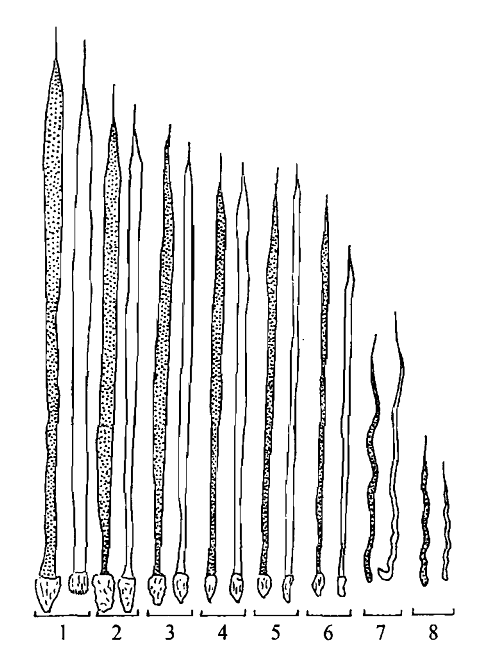


Рис. 4. Форма волос 3-летнего овцебыка в области межрожья:
1 — направляющие; 2–4 — остевые 1–3-го порядка; 5,6 — промежуточные 1-го, 2-го порядка; 7,8 — пуховые 1-го, 2-го порядка;
— бурый цвет; — белый цвет

Окрас и строение волос. Волосы овцебыка, как и зубра, растут поодиночке, не образуя ни пучков, ни групп. Направляющие, остевые и промежуточные, как более длинные, жесткие и упругие, можно считать кроющими, они придают шерсти зверя общий темно-бурый окрас. Однако отдельные части тела — поясница (седловина) и нижние части

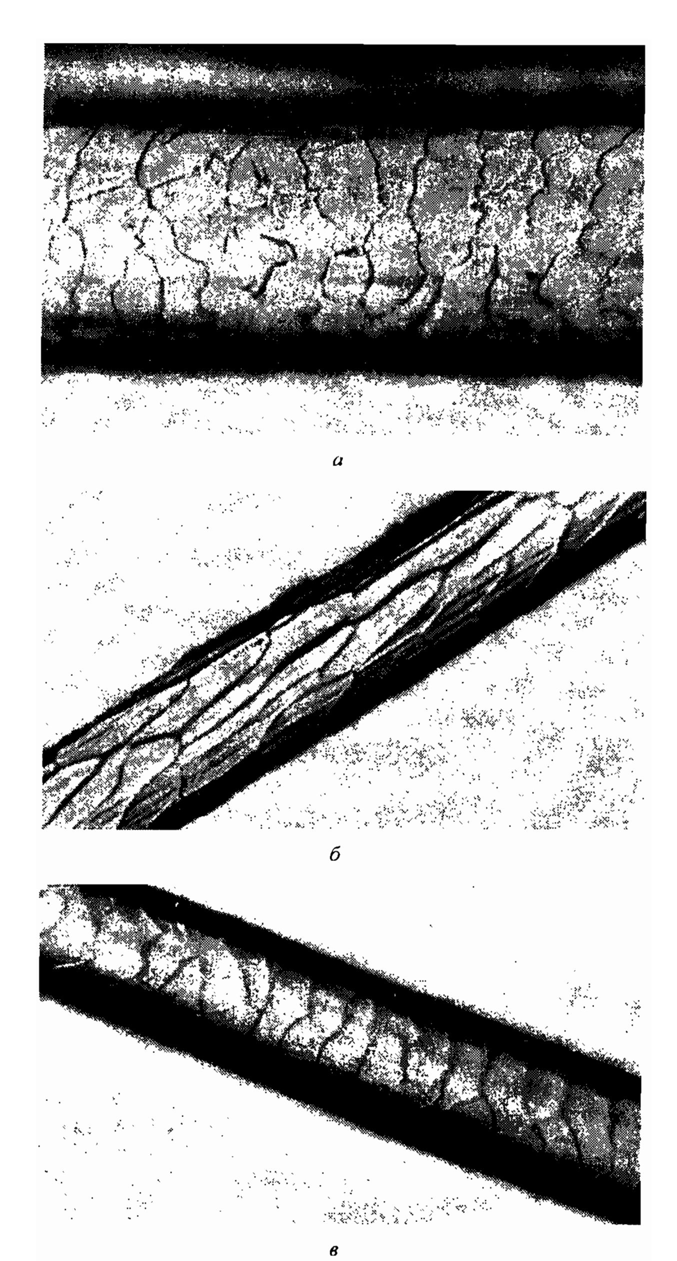


Рис. 5. Строение кутикулы волос овцебыка:
а — ость 3-го порядка (увеличение в 135 раз);
б — промежуточный 1-го порядка (увеличение в 300 раз);
в — пух 1-го порядка (увеличение в 300 раз)

ног животных имеют белесоватый, или светло-кремовый окрас. У молодых особей обоих полов, у взрослых самок белые волосы растут также на лбу, вокруг рогов, по низу морды. Особенно много их у животных подвида O.m.wardi, которых иногда называют белоголовыми. Очень редко встречаются особи-альбиносы (Tener, 1965).

При тщательном исследовании волос всех категорий с разных частей тела животных отмечены существенные различия в их окрасе, строении, форме. У взрослых самцов направляющие на голове и туловище, кроме седловины и гривы, имеют окрас темно-коричневый или темно-бурый, а по низу тела — почти черный. Стержни извиты слабо, гранна не выражена, вершины заострены. Кутикула образована из чешуек некольцевидной формы с ровной наружной поверхностью. Поперек волоса насчитывается 3–4 чешуйки, которые сильно вытянуты по его ширине. У промежуточных волос чешуйки вытянуты по длине волоса и выглядят как уложенная черепица (рис. 5). Стержни имеют сердцевину. На гриве у самцов кончики направляющих и остевых волос 1-го и 2-го порядков расщеплены как у щетины, а верхняя часть стержня имеет светло-желтый окрас. На седловине кроющие волосы также светло-желтые, стержни с изгибом и создают фон курчавости; ости 1-го и 2-го порядков имеют зонарно окрашенную гранну. У 3-летнего самца, не вполне половозрелого, волосяной покров на лбу представлен бурыми и белыми волосами разных категорий, а у 5-летнего отмечены изредка лишь беловатые. На нижних частях ног самцов кроющий волос грубый, упругий, светло-желтый с серебристым или золотистым оттенком, гранна остевых волос выражена нечетко. Промежуточные волосы на туловище животных коричневые или бурые, но несколько светлее, чем остевые, и отличаются значительной извитостью. Пуховые волосы большей частью буроватые, сильно извитые, на пояснице и конечностях они светло-желтые или серовато-серебристые, гранны не имеют. Клетки кутикулы некольцевидной формы, вытянуты по ширине волоса, края их ровные. Сердцевина у пуховых волос отсутствует.

У новорожденного теленка шерсть на голове и туловище имеет бурый или серовато-бурый окрас, на ногах — серебристые с желтоватым оттенком "чулки". Беловатая седловина не выражена. Стержни волос волнистые. На многих частях тела остевые волосы несут гранну с белым или золотистым кольцом. На ногах кроющие волосы жесткие, упругие, с гранной. У них хорошо прослеживается сердцевинный слой. Пуховые и промежуточные волосы сильно извиты, что придает всей шкурке курчавый вид.

Длина волос. По данным П. Уилкинсона (1975), максимальная длина волос у овцебыков достигает 580 мм. По Дж.Тенеру (1965), самые длинные пряди волос у взрослой особи, достигающие 620 мм, наблюдаются по низу шеи; на боках и животе они короче — около 450 мм. Наши исследования показали (табл. 9), что на большей части тела взрослых и молодых особей самые длинные волосы — направляющие, самые короткие — пуховые 2-го порядка. В этом диапазоне у других категорий волос длина, как правило, постепенно убывает. Наибольшая длина направляющих волос у интродуцированных на Таймыре овцебыков отмечена по всему низу шеи. У 3-летнего самца, погибшего в середине зимы, она достигала 471 мм, у 11-летней самки,

Таблица 9

Длина волос самцов овцебыка (M±m), мм

Место взятия пробы	Категория и порядок волос							
	направляющие	остевые			промежуточные		пуховые	
		1-й	2-й	3-й	1-й	2-й	1-й	2-й
5-летний самец (лето 1978 г.)								
Подбородок и горло	358,5±5,4	293,3±6,6	252,0±6,4	84,3±3,9	73,7±1,8	65,7±1,5	40,6±1,5	17,4±0,5
Грива	239,2±7,8	186,4±5,7	151,5±1,8	80,5±1,5	74,5±3,2	61,5±2,1	43,0±1,1	24,2±0,7
Поясница	49,3±2,6	56,8±0,9	62,0±4,0	65,2±0,8	65,2±1,1	56,7±3,8	27,6±0,6	14,6±0,3
Крестец	182,0	113,0	79,2±28,9	72,9±1,3	64,0±2,3	46,7±0,6	36,2±1,2	19,0±1,0
Бок живота	243,5±3,5	220,0±6,6	158,3±7,8	81,0±4,8	68,8±1,4	67,4±0,7	43,2±1,0	25,9±0,9
Низ живота	249,3±7,8	186,5±23,5	115,8±4,6	61,6±0,9	62,4±2,0	55,8±1,4	32,1±0,7	18,6±0,5
Ступня	63,2±1,3	48,6±1,7	36,2±0,6	30,8±0,6	28,3±0,8	25,4±0,3	27,3±0,5	12,7±0,4
Кисть	114,0±2,0	96,7±1,3	55,9±0,9	43,8±0,9	33,8±0,8	30,5±0,7	28,8±1,3	13,3±0,7
3-летний самец (зима 1976 г.)								
Межрожье								
бурые волосы	107,9±2,4	92,5±1,0	80,6±1,2	76,0±1,9	72,7±1,0	65,3±1,7	46,8±1,4	27,3±1,2
белые волосы	99,4±0,5	87,1±1,1	79,9±1,2	77,9±0,6	74,9±0,8	67,9±1,3	52,5±2,5	30,9±1,5
Подбородок и горло	437,5±16,0	391,8±17,3	329,5±7,9	239,2±3,5	212,2±2,1	194,4±3,5	148,1±4,0	73,5±0,4
Поясница	77,0±1,0	65,3±2,4	101,5±4,2	115,8±2,2	113,8±2,1	108,4±2,5	101,8±1,2	59,3±1,5
Окорок	179,0±2,1	65,3±2,4	121,2±2,3	114,2±2,8	97,3±3,4	85,5±2,3	80,5±1,8	37,5±1,1
Низ живота	296,0±4,0	228,0±19,0	167,3±1,1	131,0	—	40,4±1,8	—	66,9±1,0
Ступня	95,7	56,0±0,7	46,2±0,6	39,2±0,5	37,3±0,5	39,2±0,3	37,9±0,9	18,1±0,3
Кисть	78,2±2,0	67,3±1,3	55,8±1,2	45,2±0,6	41,6±0,5	40,3±0,8	36,7±1,9	19,2±1,0

павшей в конце зимы, — 460–480 мм. В летний период растущие направляющие, как и другие категории волос, значительно короче. У 5-летнего самца они достигали в августе максимум 370 мм, зимой они должны быть длиннее, чем у взрослой самки, и приближаться к величине, указанной П. Уилкинсоном (1975) и Дж. Тенером (1965). Средняя длина направляющих волос на всем туловище самца составила летом 220 мм, зимой — 247. Направляющие в совокупности с остевыми, прикрывая слой пуха, создают воздушную подушку, препятствующую отдаче тепла с поверхности кожи животного.

У взрослых и молодых самцов наиболее длинные остевые волосы зарегистрированы на подбородке и горле, где максимальная длина ости 1-го порядка достигала летом 305 мм, зимой — 438 и была короче направляющих по максимуму соответственно на 65 и 33 мм. Средние показатели длины ости 1-го порядка на туловище составили: в летних пробах — 170,9 мм, в зимних — 187,6. Самые короткие остевые всех трех порядков характерны для низа конечностей. Для поясницы отмечена большая вариабельность

Таблица 10

Длина волос однодневного теленка овцебыка (M±m), мм

Место взятия пробы*	Категория и порядок волос*				
	направляющие	остевые 1-го порядка	промежуточные 1-го порядка	пуховые 1-го порядка	пуховые 2-го порядка
Лоб	38,7±0,8	37,7±0,7	26,5±0,6	21,5±0,6	12,6±0,5
Подбородок	60,6±0,6	54,7±1,1	37,8±0,7	36,7±1,1	18,4±0,8
Низ шеи	80,3±1,5	78,1±2,1	45,2±0,5	44,8±0,4	22,9±0,4
Грудь	68,1±1,4	48,0±1,0	31,4±1,0	33,1±0,6	19,0±0,7
Верх шеи	63,8±1,7	58,1±0,8	43,4±1,0	33,7±1,1	22,3±0,7
Загривок	56,1±1,4	52,9±1,2	40,7±0,5	38,4±0,6	23,8±1,0
Поясница	58,7±1,8	52,1±1,7	31,7±0,9	29,3±0,7	14,8±0,6
Крестец	58,4±3,8	55,3±2,6	34,9±0,6	29,9±0,5	18,5±0,5
Низ живота	72,9±1,6	63,7±1,4	35,9±1,4	29,2±0,7	13,2±0,5
Ступня	31,6±0,7	28,8±0,3	21,2±0,2	16,3±0,4	10,3±0,3
Кисть	25,7±0,3	24,7±0,3	17,6±0,3	12,2±0,3	10,0±0,1
Волос у копыта	36,9±0,4	32,7±0,3	20,2±0,4	12,9±0,3	8,2±0,2

* Другие пробы и порядки волос исключены.

длины стержня (CV,% 14,1). Промежуточные волосы достоверно короче остевых, а пуховые — промежуточных.

Пуховые волосы имеют значительные колебания по длине (CV,% от 4,1 до 25,3). В зимнем волосяном покрове животных самые короткие пуховые волосы (18,1–19,2 мм) отмечены по низу конечностей, самые длинные (148,1 мм) — по низу шеи. В летнем покрове пуховые волосы 1-го порядка по всему туловищу и голове имели длину 37,1 мм, 2-го порядка — 20,0, в зимнем соответственно 85,9 и 49,2 мм. Длина пуховых волос от лета к зиме увеличивается на теле в 2,3–2,5 раза, по низу конечностей это увеличение незначительно (см. табл. 9). По сведениям П. Уилкинсона (1975), длина подшерстка годовалых и взрослых особей колеблется от 42 до 79 мм.

Следует особо подчеркнуть, что дифференциация волос у новорожденных телят такая же, как у взрослых особей. У однодневного детеныша направляющие, остевые и промежуточные волосы на туловище относительно равны по длине. Самые длинные пряди направляющих и остевых 1-го порядка отмечены по низу шеи, где они достигали максимума 83,5 мм, а самые короткие — на кисти, ступне, у копыт (табл. 10). В целом на туловище эти категории волос имели среднюю длину 65,2 мм. Пуховые волосы двух порядков достоверно различимы по длине. Их размеры на туловище составили: 1-го порядка — 32,7 мм, 2-го — 19,2, на конечностях соответственно 13,8 и 9,5 мм. Самые длинные пуховые волосы у однодневного теленка зарегистрированы на шее (44,8 мм) и загривке (38,4).

Кратко подытожим, что между возрастом овцебыка и длиной волос обнаруживается положительная корреляция (Wilkinson, 1975). Каждому возрастному классу обоих полов свойственна своя длина волос — от направляющих до пуховых.

Тонина волос. У овцебыков самые толстые волосы — направляющие, самые тонкие — пуховые 2-го порядка (табл. 11). Волосы всех категорий имеют заостренные кончики, а в прикорневой части слегка сужены (см. рис. 4). Наибольший диаметр стержня характерен для гранны.

Таблица 11

Тонина волос овцебыка, мкм

Категория и порядок волос	Голова и туловище			Нижние части ног		
	n	M±m	Lim	n	M±m	Lim
5-летний самец (лето 1978 г.)						
Направляющие	29	171,8±3,0	129,0–240,8	15	205,3±7,6	159,1–352,6
Остевые						
1-й	38	166,2±1,9	107,5–220,2	19	183,5±2,4	137,6–240,0
2-й	40	136,1±2,7	103,2–172,0	24	139±1,0	111,8–167,7
3-й	68	103,2±1,1	55,9–141,9	38	115,6±0,5	86,0–141,9
Промежуточные						
1-й	67	72,1±0,6	38,7–94,6	22	83,5±0,8	60,2–98,9
2-й	58	54,4±0,5	34,4–68,8	23	61,3±0,7	43,0–68,8
Пуховые						
1-й	78	36,0±0,3	17,2–51,6	36	46,4±0,2	38,7–60,2
2-й	102	21,6±0,1	12,9–34,4	54	26,9±0,1	21,5–34,4
3-летний самец (зима 1976 г.)						
Направляющие	24	163,6±11,4	111,8–223,6	7	153,6±3,3	159,1–172,0
Остевые						
1-й	34	134,2±2,5	81,7–202,1	21	128,4±0,1	116,1–159,1
2-й	30	107,6±2,9	66,8–172,0	28	128,8±0,3	111,8–150,5
3-й	34	80,9±2,1	55,9–137,6	43	95,4±0,0	73,1–116,1
Промежуточные						
1-й	37	68,0±2,1	47,3–141,9	31	66,2±0,2	51,6–86,0
2-й	45	46,0±0,7	38,7–81,7	34	47,9±0,01	43,0–55,9
Пуховые						
1-й	59	31,3±0,2	21,5–47,3	37	32,9±0,2	21,5–43,0
2-й	82	12,8±0,1	4,3–21,5	39	12,2±0,01	8,6–17,2
Однодневный теленок (весна 1979 г.)						
Направляющие	79	98,1±0,6	68,8–120,4	34	107,3±0,6	86,0–129,0
Остевые						
1-й	104	89,5±0,4	73,1–120,4	59	105,3±0,4	81,7–137,6
2-й	96	85,2±0,3	68,8–98,9	55	95,3±0,5	73,1–111,8
3-й	93	72,8±0,3	55,9–94,6	45	78,7±0,5	60,2–103,2
Промежуточные						
1-й	117	62,6±0,2	47,3–86,0	60	69,0±0,3	55,9–96,0
2-й	116	49,8±0,1	38,7–64,5	52	53,9±0,2	43,0–64,5
Пуховые						
1-й	136	30,7±0,2	17,2–51,6	57	31,7±0,1	17,2–43,0
2-й	153	18,0±0,1	8,6–30,1	37	16,5±0,04	12,9–21,5

Тонина направляющих волос на всех частях тела довольно ровная. Наиболее толстые направляющие отмечены у 5-летнего самца на пятке (303,2 мкм), бедре (229,3), боку живота (204,3), лбу (196,7); у 3-летнего самца — по низу живота (219,3 мкм), низу шеи (187,0), бедру и пояснице (179,2-180,6); у однодневного теленка по верху шеи (123,4 мкм), ступне (126,3), загривку (112,9). В среднем по всему телу диаметр направляющих волос равнялся: у 5-летнего самца 183,2, у 3-летнего — 164,4, у теленка — 100,9 мкм.

Остевые волосы достоверно тоньше, чем направляющие. Их тонина уменьшается в соответствии с размерными порядками. У 5-летнего самца самая толстая ость зарегистрирована на пятке (127,0–217,5 мкм) и гриве (101,8–192,2), самая тонкая — на пояснице (60,2–116,4). У теленка ость

Таблица 12

Число волос у овцебыка на 1 см² кожи

Часть тела	5-летний самец, лето					Однодневный теленок, весна				
	Кроющие		Пуховые		Всего	Кроющие		Пуховые		Всего
	шт.	%	шт.	%		шт.	%	шт.	%	
Лоб	1308	32	2784	68,0	4092	304	12,0	2224	38,0	2528
Подбородок и горло	220	3,4	6228	96,6	6448	396	7,1	5156	92,6	5552
Низ шеи	—	—	—	—	—	652	5,4	11416	94,6	12068
Загривок	788	11,9	5860	88,1	6648	1032	16,4	5264	83,6	6296
Крестец	196	5,1	3640	94,9	3836	464	11,0	3752	89,0	4216
Хвост	—	—	—	—	—	592	26,8	1620	73,2	2212
Окорок	292	6,3	4348	93,7	4640	504	7,7	6084	92,3	6588
Низ живота	380	12,4	2688	87,6	3068	288	6,9	3864	93,1	4152
Пятка	368	4,3	8204	95,7	8572	652	12,4	4596	87,6	5248
Ступня	508	8,8	5264	91,2	5772	1280	27,4	3400	72,6	4680
Кисть	552	9,4	5328	90,6	5880	948	34,1	1828	65,9	2776

каждого порядка по диаметру относительно ровная. Тонина остевых волос на всем теле в среднем была следующей: у 5-летнего самца — 132,4 мкм, у 3-летнего — 110,2, у теленка — 86,8.

Пуховые волосы 1-го порядка у всех особей были толще, чем пуховые 2-го порядка, в 1,7–2,5 раза. Пух обоих порядков на многих частях тела имел довольно ровную тонину. У 5-летнего самца наименьший диаметр пуха 2-го порядка отмечен на пояснице и крестце (15,1 мкм), у 3-летнего самца — на пояснице и бедре (10,5), у теленка — на подбородке и хвосте (12,9-13,7). По средним показателям тонина пуха обоих порядков на теле составила у 5-летнего самца 30,1 мкм, у 3-летнего — 21,1, у теленка — 24,4. Уменьшение диаметра пуховых волос молодого самца связано, вероятно, с плохим питанием зимой при изгородном содержании.

По данным П. Уилкинсона (1975), диаметр пуха у овцебыка, тонкорунных овец и коз таков: ангорская коза — 24,0-61,0 мкм, меринос — 16,0–17,0, кашемир — 14,5-17,5, мускусный бык — 10–16. У исследованного нами 5-летнего самца овцебыка диаметр пуха 2-го порядка составил 21,6, у теленка — 18,0 мкм. По прядильным качествам пух, или кивиут, овцебыка выше шерсти ламы и тонкорунных овец (White et al., 1989a).

Густота волос. Первые три категории волос нами объединены в общую группу “кроющие” (табл. 12). У 5-летнего самца число кроющих волос на 1 см² кожи в среднем составило: на туловище и голове — 531 (11%), на нижней части ног — 476 (7,1%), на всем теле — 512 (9,4%). Число пуховых волос на такой же единице площади достигало: на туловище и голове — 4258 (88,9%), на нижней части ног — 6255 (92,9%), на всем теле — 4927 (90,6%), в том числе пух 1-го порядка составил 14,1%, 2-го порядка — 76,5. Наибольшее число пуховых волос отмечено у быка на подбородке и горле, наименьшее — на лбу.

Данные трех проб (с брюха, ступни и кисти), взятых от самца с зимним волосяным покровом, свидетельствовали о том, что в зимний период густота волос на 1 см² кожи на отдельных частях тела резко возрастает. Так, если летом у особи на брюхе насчитывалось 3063 волоса, то зимой — 6292. Увеличение числа волос в 2 раза произошло за счет пуха. На ступне и кисти эта

разница оказалась небольшой. Для сравнения укажем, что у зубра количество пуховых волос зимой по сравнению с летом увеличивается на загривке и груди в 2,6–4,7 раза (Соколов, 1973).

У новорожденного теленка овцебыка средняя густота волос на 1 $см^2$ кожи составила: кроющих — 785 (14,3%), пуховых — 4701 (85,7%). На голове и туловище пуховых волос было 5115 (87,4%), на нижней части ног — 3251 (72,3%). Пуховые волосы 1-го порядка составили 34,0%, 2-го порядка — 51,7. Больше всего пуховых волос отмечено по низу шеи, меньше — на конечностях, хвостике и в паху. Большая густота волос у новорожденных телят спасает их от переохлаждения в первые часы и дни жизни.

Линька и рост волоса. Смена мехового покрова овцебыка отмечается один раз в году — весной. Она имеет следующие отличительные признаки: начало и окончание линьки зависит от климатических и кормовых условий; массовая линька проходит в сжатые сроки, а у лактирующих самок и старых особей — запаздывает.

Зарубежные исследователи указывают разные сроки смены шерстного покрова. По Дж. Тенеру (1965) и Д. Грэю (1987), линька канадских овцебыков начинается в конце апреля — начале мая и заканчивается к середине июля. К. Вайб и др. (Vibe et al., 1982) указывает сроки смены волоса для гренландских популяций апрель — июнь. Дж. Роуэлл (1990) дает обобщенные сроки линьки: май — июнь. Он же, ссылаясь на других исследователей, отмечает, что смена остевых (кроющих) волос происходит в течение года. На ферме овцебыков (Аляска) линька самцов и яловых самок отмечается с середины апреля, а лактирующих самок — с первой декады мая (White et al., 1989a).

По нашим сведениям, первые признаки линьки таймырских овцебыков наблюдаются в первой — второй декаде мая, когда у отдельных взрослых самцов появляются на гриве небольшие клочки пуха. Окончание линьки отмечается во второй половине июля. Начало смены волоса у самцов и яловых самок отмечается в конце мая — начале июня. У добытых 15 и 26 мая 1988 г. двух взрослых самцов не отмечено явных признаков линьки, на тушах сверху не было пуха, но он легко отторгался от мездры.

В нормальные по экологическим условиям годы разгар линьки у большинства половозрастных групп животных наблюдается в июне (Якушкин, 1981, 1987). При ранней весне и лучшей обеспеченности кормами массовая линька зверей начинается, как правило, на 2 недели раньше, в первой половине июня. При холодной затяжной весне и недостатке корма — на 2–3 недели позже, в третьей декаде июня — первой декаде июля (Якушкин, 1992). В любой год раньше всех начинают линять взрослые и молодые самцы и яловые самки, потом годовики. У лактирующих самок смена волоса запаздывает чаще на 3, порой на 4 недели, но проходит в более сжатые сроки уже при зеленом корме. У старых особей линька также запаздывает, она протекает вяло, растянуто, клочья пуха на теле висят в июле и августе.

Отметим, что после первой зимовки канадских и американских овцебыков на Таймыре (1975–1976 гг.) линька у них протекала с большим опозданием, ибо звери к весне были сильно истощены. Весной 1976 г. у американских животных линька началась только с 3 июля, на месяц позже обычных сроков. В последующие годы (1979-1981) при расширении площади загонов линька проходила в июне.



Рис. 6. Пласт чистого пуха взрослого овцебыка с тонким слоем эпидермиса

В разгар линьки отторжение пуха идет очень интенсивно, звери имеют непривлекательный, лохматый вид. Годовалые особи при выступающем беловато-сером пухе на лбу , подбородке, по бокам морды выглядят в анфас как мартышки. Во время лежки, прохода под обрывами, по зарослям ивняка животные оставляют иногда большие пласты линялого пуха, скрепленные с нижней стороны тонкой белой пленкой эпидермиса (рис. 6). У овцебыков есть излюбленные места "чесалок" на крутых обрывах береговых яров, где стада проходят не раз под нависшим дерном, чтобы освободиться от докучливого линялого меха на спине и боках (рис. 7).

У взрослых самцов линька начинается с холки (гривы), у самок и молодых особей — с головы, затем она распространяется на шею, живот, бока, спину, огузок, конечности. Дольше всех старая шерсть сохраняется на беловатой седловине. У старых самцов в июле короткий курчавый волос седловины отторгается порой одним пластом, и эта часть тела оголяется. Вместе с пухом и обособленно выпадают кроющие волосы.

Мы не можем полностью согласиться с утверждением некоторых зарубежных авторов, что смена остевых волос происходит в течение года. В августе после окончания линьки все звери приобретают темный, почти черный цвет. Этот окрас придают им новые кроющие волосы. Погибшие в стычке два взрослых самца в начале августа 1978 г. были полностью вылинявшими. Кроме гривы они имели жесткую, блестящую и крепкую ость, которая хорошо прикрывала новый слой пуха. Однако густота ости на теле, как и пуха, была значительно меньше, чем в зимний период. Следовательно, с августа по сентябрь — октябрь, до наступления крепких морозов, идет не только

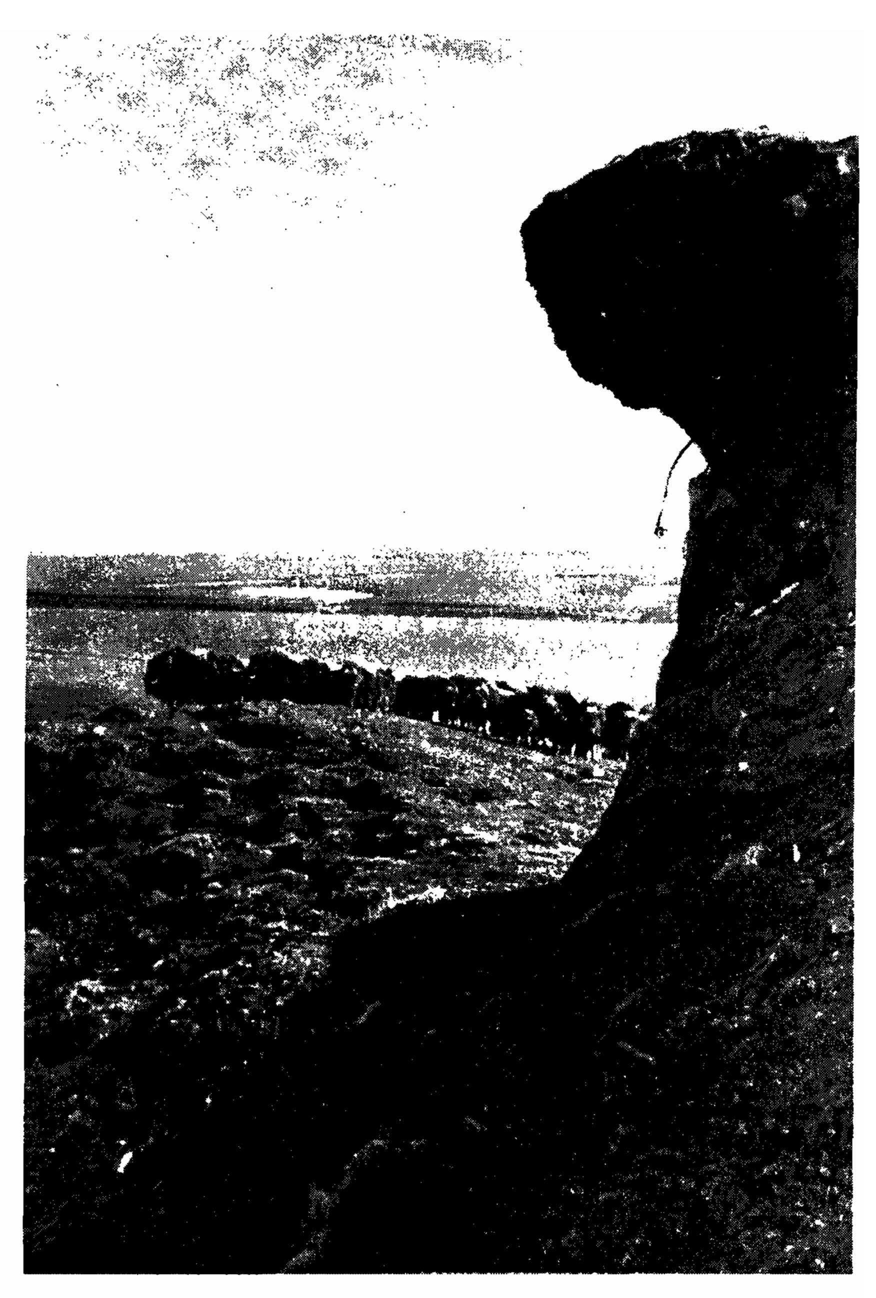


Рис. 7. Козырек берегового яра — излюбленное место овцебыков для счесывания линялого пуха со спины и боков

увеличение длины, но и густоты шерсти за счет дополнительного появления направляющих, остевых и пуховых волос. Это было подмечено нами при гистологическом исследовании проб кожи самца, погибшего в августе. В зимний период кроющие волосы сидят в мездре крепко, их не встретишь ни на местах лежек, ни на путях переходов животных. Редко можно обнаружить лишь обрывки длинных волос. К концу зимы кроющие волосы теряют свою прочность и жесткость, они выгорают на солнце, тускнеют, становятся сухими, ломкими. Именно в это время, по нашим наблюдениям, отмечается потеря, а не линька остевых волос. Порой при лежках, особенно на боку, длинные кроющие волосы скручиваются со снеговыми комьями в толстый жгут, который висит на теле долгое время, затем обрывается. У самцов летом, осенью и в конце зимы можно иногда встретить на гриве клочки линялого пуха. Не исключено, что на этой части тела смена пуха и ости растянута хронологически.

Новорожденные телята до двух недель жизни не имеют на седловине бело-кремового пятна. Оно у них бурое с редким беловатым волосом. На третьей неделе цвет седловины начинает меняться за счет подроста белых волос. У новорожденных на голове в области лба заметны два небольших рыжих пятна — это точки роста будущих рогов. С подрастанием волоса они становятся малозаметными. Начало линьки у детенышей овцебыков зарегистрировано в первой декаде июля. К середине июля мелкие кисточки пуха хорошо заметны на огузке, спине, шее, голове. При наблюдении за теленком, содержавшимся на стационаре, подмечено, что смена пуха происходит не по всему телу и не полностью. В это же время идет рост постнатального волоса. К концу осени шерсть теленка довольно длинная, густая, грубая. У годовалых особей и двухлеток кроющий волос еще больше грубеет и удлиняется. К 3–4 годам жизни овцебыка волосяной покров развивается полностью (Tener, 1965; Rowell, 1990).

Кожа овцебыков, как и у других видов копытных, образована из эпидермиса, дермы и подкожной клетчатки (Соколов, 1973). Она довольно толстая и плотная. У взрослого самца наибольшая толщина кожи — на лбу и по верху шеи, соответственно 9,6 и 9,2 мм, у самки — на огузке (4,2 мм); самая тонкая — на кисти у самца и в паху у самки (1,8 мм). На седловине толщина кожи незначительная: у самца — 3,4, у самки — 2,0 мм. Размер шкуры у 7-летнего самца достигал 3,39, у самки в возрасте 11 лет — 2,34 $м^2$.

По данным П. Флуда и др. (1989а), слой дермы содержит первичные и вторичные фолликулы. Первичные имеют сальные и апокриновые потовые железы, а некоторые вторичные также имеют сальные, но не имеют потовых желез. На 1 $см^2$ отмечено около 100 потовых желез. Первичные фолликулы связаны с многочисленными вторичными, несущими волокна пуха. Соотношение между первичными и вторичными фолликулами колеблется от 1:32,1 на седловине до 1:40,3 на шее. Общее число фолликулов на 1 $мм^2$ также неодинаково и составляет 37,5 — 46,0 шт. Наибольший рост вторичных фолликулов (от 50 до 90%) наблюдается с 20-х чисел июня (разгар линьки) до середины сентября (Flood et al., 1989a), что и подтверждено нашими исследованиями по волосяному покрову (Якушкин, Олькова, 1988).

Строение скелета

Позвоночный отдел. Он состоит из 39 позвонков. Шейные, грудные и поясничные позвонки массивные, имеют остистые отростки. Шейных позвонков у овцебыка 7, как у зубра и бизона. Кроме крупного атланта, все остальные несут остистые отростки и шероховатости для прикрепления мощной мускулатуры шеи (рис. 8). Грудных позвонков 13, они имеют самые длинные отростки (табл. 13). Поясничных позвонков 6, у них развиты не только вертикальные остистые, но и горизонтальные поперечнореберные отростки в виде мощных пластин. Крестец состоит из 6 сросшихся позвонков. Их общая длина у взрослого самца — 211, самки — 196,6 мм. Хвост имеет 7 небольших уменьшающихся по размеру позвонков.

Таблица 13

Длина остевых отростков в краниальной части позвоночника овцебыка, мм

Позвонки	Взрослый самец	Взрослая самка	Однодневный теленок, самка
Шейные			
4-й	65	33,1	Без отростка
7-й	120	77,7	–"–
Грудные			
1-й	211,8	156,6	38,5
2-й	240,6	184,2	50,2
3-й	246,6	193,6	52,2
4-й	250,7	190,9	52,6
5-й	231,1	172	49,3
13-й	56,3	45,8	Без отростка

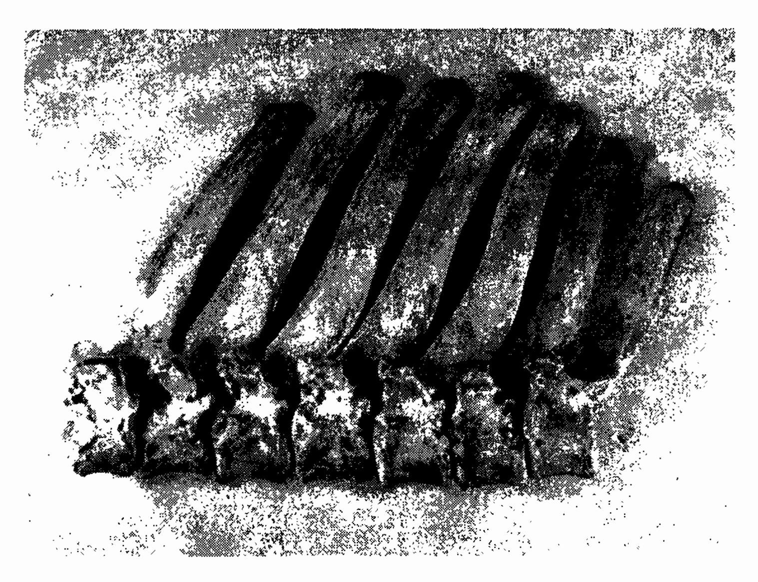


Рис. 8. Семь шейных позвонков с остистыми отростками 6-летнего самца овцебыка

Из грудных позвонков самые длинные остистые отростки имеют 3-й и 4-й, причем у самца они намного крупнее и длиннее, чем у самки (см. табл. 13). Те же отростки у родившегося теленка лишь в 3,7 раза меньше, чем у взрослой самки. Отметим, что у новорожденных млекопитающих относительная масса скелета в 2–3 раза больше, чем у материнского организма. Это связано с внутриутробным развитием плода и мощной закладкой костного мозга (Коржуева, 1968). Поясничные позвонки имеют относительно короткие остистые отростки: у самца длина 1-го — 54,1, 6-го — 42,0 мм, у самки — 43,0 и 34,8 мм соответственно.

У овцебыка 13 пар ребер, самые длинные — средние. Все они имеют овальный изгиб. Грудина состоит из 6 сегментов, латерально уплощена, заканчивается мечевидным отростком. Ее длина у самца 301,5, самки — 257,0 мм. Таз у животного мощный, короткий и широкий. Его размеры у самца таковы: наибольшая длина — 436,1, наибольшая ширина в крыльях — 336,3 мм. Лопатки имеют форму овального треугольника. Их размеры (длина и ширина): у самца — 343,5 x 220,0, самки — 325,0 x 180,5 мм. Бедренные кости крупнее плечевых.

Череп. Для овцебыков характерны половые различия в размерах черепа. У самцов он крайне массивен в сравнении с самками (рис. 9, 10). Даже останки ископаемых черепов легко отличить по полу. Т. Смит (Smith, 1976) приводит следующие показатели массы черепа овцебыка из нунивакской популяции (Аляска): взрослые самцы — 8,18, самки — 3,18 кг. По таймырским овцебыкам мы имеем такие данные: 5-летний самец — 6,6 кг, 6-летний — 9,0, 7-летний — 10,4, а в среднем — 8,63 кг. У аборигенных быков Таймыра (6–7 лет) масса черепа на 1,5 кг больше, чем у самцов о. Нунивак. Взрослая самка из завезенной на Таймыр канадской группы имела небольшую массу черепа — 2,8 кг. У аборигенных особей он должен быть значительно больше.



Рис. 9. Череп самца овцебыка в возрасте 6 лет



Рис. 10. Череп самки овцебыка в возрасте 11 лет. Основания рогов не несут больших утолщений

По И.И. Соколову (1953) и В.Е. Соколову (1979), отличительные черты черепа овцебыка таковы: большая ширина в глазницах, трубкообразность глазниц, почти ровная поверхность лба, вогнутый профиль лобно-лицевой части, укороченность теменной части затылочной кости, низкие и широкие затылочные мыщелки, небольшие костные слуховые барабаны.

Зубная формула молочных зубов: $I\frac{0}{3}C\frac{0}{1}Pm\frac{3}{3}=20$. Телята рождаются со всеми резцами (I) и премолярами (Pm) (рис. 11). У овцебыков нет Pm1, но есть все остальные (Pm2, Pm3, Pm4). У недельного теленка зачатки моляра 1 (M1) глубоко скрыты в альвеолах, а M2 и M3 отсутствуют. Рост молочных коренных зубов и замена их на постоянные длятся очень долго, до 4-летнего возраста (Tener, 1965).

Формула постоянных зубов: $I\frac{0}{3}C\frac{0}{1}Pm\frac{3}{3}M\frac{3}{3}=32$. Резцы нижней челюсти крупные, типично бычьи. Средняя пара широкая, в виде симметричных лопаток. Корни глубокие, шейка длинная. Клыки-резцы небольшие, даже у 5-летних самцов они кажутся недоразвитыми. Коренные зубы узкие, вытянутые (рис. 12). В нижней челюсти самый мелкий зуб — Pm2, самый крупный — M3.



Рис. 11. Череп 7-дневной самки овцебыка. В альвеолах хорошо видны все 3 премоляра



Рис. 12. Нижняя челюсть 6-летнего самца овцебыка — хороший критерий краниологического различия

Его продольная длина 42,5 мм. В верхней челюсти самый крупный зуб — М2 (длина 32,2 мм). Длина ряда моляров верхней и нижней челюстей значительно больше длины ряда премоляров (табл. 14). У самцов с увеличением возраста длина ряда премоляров и моляров несколько возрастает, как и длина диастемы. Не исключено, что в возрасте 7 лет развитие черепа еще не заканчивается.

Таблица 14

Длина ряда коренных зубов овцебыка, мм

Показатели	Самец 6 лет	Самец 7 лет	Самка 11 лет
Верхняя челюсть			
Pm	57,7	58,0	50,8
M	90,8	92,2	81,2
Нижняя челюсть			
Pm	46,2	48,2	44,6
M	98,1	99,7	90,0
Диастема	96,1	102,5	83,1

Резцы и клыки служат для скусывания травянистой и кустарниковой растительности. Они действуют как скребки при поедании верхнего слоя глины на солонцах. Мощные коренные зубы во время жвачки размалывают, как жернова, потребленный грубый корм. К старости зубы животного сильно изнашиваются. Сверху на складках коренных зубов появляются темные пятна. У старших возрастных групп нередки аномалии зубов как в природе, так и на фермах овцебыков (Henrichsen, Dieterich, 1984).

По слоистой структуре корневого цемента молочных и постоянных зубов можно довольно точно определять возраст животных. Первая линия в цементе закладывается на втором году жизни зверя, в возрасте 16–21 мес (Henrichsen, Grye, 1980). Среди отстрелянных на Таймыре овцебыков у одного самца в корне резцов было 5 цементных линий, у второго — 6. С прибавкой 1 года на закладку первой линии, их возраст составил 6 и 7 лет соответственно.

В табл. 15 и 16 приводятся размеры черепов и рогов овцебыков разного возраста — от телят-сеголеток до взрослых особей. Краниологическое развитие у молодых животных идет по возрастающей с первых дней их жизни и, очевидно, не прекращается и в зимний период. К примеру, 24-месячная самка (конец зимы) имела размеры черепа больше, чем 20-месячная (середина зимы). Четкое различие размеров не только черепа, но и всего скелета отмечено у ранневозрастных телят и молодых особей обоего пола. Следовательно, можно предположить, что масса самцов при рождении должна быть несколько больше, чем у новорожденных самок.

Отметим, что у всех половозрастных групп овцебыков наибольшая длина черепа короче кондилобазальной. Это связано с тем, что верхнезатылочный гребень черепа выражен слабо. Из всех промеров черепа заслуживает внимание то, что орбитно-мозговой отдел короче орбитно-лицевого, а мозговая часть выше лицевой (см. табл. 15). Наиболее показательным диагностическим признаком развития черепа служит длина нижней челюсти. Она дает достоверные краниологические различия по полу и возрасту животных.

У телят-сеголеток рога начинают развиваться после нескольких месяцев жизни. На лобных костях появляются небольшие бугорки — стержни высотой 3–10 мм (Tener, 1965). Годовалые особи с Таймыра имели уже хорошо заметные рожки-шпильки длиной 80–125 мм. У самцов они крупнее и толще. Рога в период роста очень чувствительны и уязвимы к повреждениям. Роговые чехлы годовиков слабо закреплены на костном остове. В нашем

Таблица 15

Краниологические показатели телят и молодых овцебыков, мм

Показатели черепа и рогов	Самка 7–8 дней	Самец 10–12 дней	Самка 20 мес	Самка 24 мес	Самец 20 мес	Самец 32 мес
Наибольшая длина черепа	178,7	190,0	338,7	349,0	337,0	418,5
Кондилобазальная длина	181,7	194,7	345,6	355,0	341,0	419,4
Основная длина	166,7	179,1	316,6	327,1	311,3	386,3
Максимальная ширина (между орбитами)	96,4	101,8	166,4	170,3	172,6	201,3
Скуловая ширина	81,5	88,3	128,2	136,1	134,4	147,8
Орбитно-лицевая длина	85,0	92,0	177,7	189,5	179,0	225,7
Орбитно-мозговая длина	80,2	85,0	141,0	146,7	138,3	169,4
Максимальная ширина мозговой капсулы	71,0	73,6	96,0	99,8	100,7	125,7
Мастоидная ширина	74,0	80,3	118,0	123,1	118,3	143,9
Высота мозговой части	75,7	80,0	116,5	124,2	124,6	156,8
Высота лицевой части	53,0	60,0	105,0	108,9	106,1	135,3
Максимальная длина носовых костей	40,5	47,4	98,1	103,7	99,1	128,3
Наибольшая ширина носовых костей	25,5	24,3	42,0	44,6	42,7	55,8
Высота глазниц по заднему краю	9,1	10,8	13,7	17,0	18,5	22,7
Внутренний диаметр глазниц по горизонтали	32,0	35,4	46,5	47,0	45,0	53,7
Длина нижней челюсти	137,5	152,0	263,3	272,0	255,6	324,0
Длина диастемы	29,2	30,3	71,8	72,6	66,5	85,1
Развал рогов	—	—	267,5	290,0	384,0	558,0
Длина рога по наружной кривизне	—	—	107,0	115,0	188,0	570,0
Диаметр рога у основания по горизонтали	—	—	33,0	31,8	39,5	98,5

Таблица 16

Краниологические показатели взрослых овцебыков Таймыра, мм

Показатели	Самцы		Самка 11 лет
	6 лет	7 лет	
Наибольшая длина черепа	487,6	502,2	421,3
Кондилобазальная длина	488,4	495,6	423,1
Основная длина	454,0	461,0	395,0
Максимальная ширина (между орбитами)	259,1	257,6	215,7
Скуловая ширина	169,5	172,5	152,2
Орбитно-лицевая длина	273,0	279,0	247,5
Орбитно-мозговая длина	158,7	192,3	158,7
Максимальная ширина мозговой капсулы	144,0	146,0	117,0
Мастоидная ширина	180,0	193,2	150,5
Высота мозговой части	156,0	180,0	152,8
Высота лицевой части	160,0	176,0	138,3
Максимальная длина носовых костей	152,5	156,5	144,0
Наибольшая ширина носовых костей	78,5	81,0	60,7
Высота глазниц по заднему краю	31,0	36,6	23,4
Внутренний диаметр глазниц по горизонтали	57,9	59,6	55,6
Длина нижней челюсти	378,9	385,0	338,0
Длина диастемы	96,3	102,5	83,1
Развал рогов	542,0	607,0	480,0
Длина рога по наружной кривизне	790,0	745,0	345,0
Диаметр рога у основания по горизонтали	132,0	141,0	70,0
Толщина бугров	70,0	81,0	17,0
Расстояние между буграми (щель)	16,0	17,0	31,0

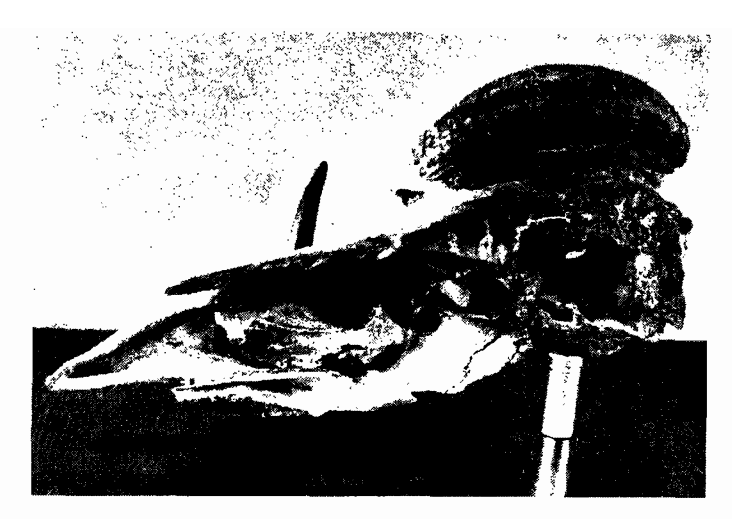


Рис. 13. Разрез черепа 7-летнего самца овцебыка по продольной оси. Мозговая капсула сверху защищена мощным костным и роговым слоем

опыте при иммобилизации и неосторожном обращении с животными чехлы нередко соскальзывали с остова. В возрасте 2 года особи имеют довольно развитые и крепко посаженные рога, их развал и толщина резко увеличиваются. У 3-летних самцов основание рогов еще больше утолщается, а развал достигает почти максимума, характерного для 4-летнего возраста. В полевых условиях рога служат одним из диагностических признаков определения пола и возраста животных от 1 года до 5 лет и старых особей.

Черепа взрослых овцебыков отличаются от черепов молодых крупными размерами, овальным прогибом рогов и их утолщением у основания. Из данных табл. 16 видно, что по всем основным показателям промеров череп взрослой самки значительно меньше черепа взрослого самца. Кроме того, череп самца в возрасте 6 лет меньше, чем у 7-летнего, т.е. можно допустить, что у первого самца рост черепа, вероятно, еще не закончился. У него кондилобазальная длина черепа и длина нижней челюсти, развал рогов и толщина бугров меньше, чем у 7-летнего. У самки толщина рогов у основания незначительная, в 4–5 раз меньше, чем у самца. Наоборот, промежуток между основаниями рогов у нее почти в два раза шире. У самцов щель между буграми очень узкая и глубокая, заросшая коротким коричневым волосом.

При распиле черепа 7-летнего самца толщина кости в межрожье составила 73,5 мм. У быков о. Нунивак она достигала 80 мм (Smith, 1976). С учетом толщины бугров (81 мм) общая толщина костяного щита составила 154,5 мм (рис. 13). Кости в зароговой области были меньшей толщины (53,5 мм). Внутренние части черепа имеют воздушные полости, в том числе вокруг мозговой капсулы, что, по-видимому, снижает массу черепа (Smith, 1976). Мозговая капсула имела следующие размеры: длина 130, высота — 81 мм. Объем мозга достигал 350 см^3 при массе 358,5 г. У молодой самки (4 года) масса мозга составила 265 г.



Рис. 14. Сравнительные размеры черепа овцебыка: справа — ископаемого в возрасте примерно 8–9 лет; слева — современного в возрасте 5 лет

Отметим, что ископаемый овцебык, обитавший на Таймыре в верхнем плейстоцене, имел крупные размеры черепа. Отдельные его промеры таковы: внутренний диаметр орбиты — 65, высота мозговой части — 185, диаметр рога у основания — 145 мм. Он был крупнее современного 7-летнего быка. Не исключено, что со временем на Таймыре может возникнуть относительно крупная форма овцебыка (рис. 14).

Таблица 17

Длина нижней челюсти и бедра взрослых овцебыков трех популяций, мм

Показатели	Восточная Гренландия		Западная Гренландия*		Таймыр*	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы (n=2)	самка
Длина нижней челюсти	377±9	351±7	394±10	358±5	381,3	338,0
Длина бедра	312±6	283±6	321±11	289±4	329,3	284,0

* Интродуцированные популяции.

Длина кости бедра и нижней челюсти служит надежным таксономическим признаком (табл. 17). Кроме того, по наличию в бедре мозга, его массе и консистенции можно судить о физиологическом состоянии организма животного, особенно в периоды экстремальных природных ситуаций. Сравнение двух показателей промеров скелета овцебыков Таймыра и Гренландии (Olesen et al., 1994) свидетельствует, что таймырская популяция по этим промерам, как и по массе животных, близка к популяции Восточной Гренландии.

Внутренние органы и ткани

Сравнительный анализ внутренних органов овцебыков приводится по двум крайним возрастным классам — телятам раннего возраста и взрослым особям, что позволяет оценить увеличение абсолютной и относительной массы органов в процессе развития организма (табл. 18, 19). По взрослым особям даны сведения о мышечных тканях, их размеру и массе.

Таблица 18

Абсолютная масса внутренних органов телят и взрослых овцебыков Таймыра разного возраста, г

Органы	Телята				Взрослые			
	самки		самцы		самки		самцы	
	1 день	5–6 дней	7–10 дней	14–16 дней	4 года	11 лет	6 лет	7 лет
Сердце	100,6	96	105	125,5	740	1030	1350	1560
Легкие	271	320	300	282	1450	2500	4110	4950
Печень	169,5	170	180	320	2070	2315	2550	2770
Почки (2)	29,6	48,3	61,5	78,5	316	445	580	655
Селезенка	7,8	11,5	16	18	155	285	470	500
Надпочечники (2)	1,1	1,8	1,9	2,9	—	18	10,9	—
Щитовидная железа (2)	1,8	1,8	1,2	2,6	—	11,85	17,1	17,5
Длина кишечника, м	10,61	12,1	14,95	12,85	33,9	28,3	45,82	52,38
тонкий отдел	8,45	—	11,6	—	22,37	18,35	29,2	36,05
слепая кишка	0,12	—	0,18	—	—	0,4	0,62	0,7

Таблица 19

Относительная масса и соотношение внутренних органов крайних возрастных классов овцебыков, %

Органы	Относительная масса			Соотношение массы органов	
	новорожденный теленок	самка 11 лет	самец 7 лет	теленок : самка взрослая	теленок : самец взрослый
Сердце	1,19	0,64	0,49	9,77	6,45
Легкие	3,2	1,56	1,55	10,84	5,47
Печень	2,0	1,45	0,86	7,22	6,12
Почки	0,34	0,28	0,2	6,65	4,52
Селезенка	0,09	0,12	0,16	2,74	1,56

Сердце овцебыка сравнительно небольшое, в течение жизни оно увеличивается со 100 до 1500 г. Легкие состоят из 9 долей, цвет ярко-красный. Это самый крупный функциональный орган у телят и взрослых особей. Печень состоит из 6 долей, цвет темно-бордовый. В летне-осенний период ее масса заметно увеличивается за счет отложения гликогена. В это время ее масса превышает массу легких. Почки сравнительно крупные, овальной формы, красновато-розового цвета. У новорожденных телят и взрослых особей на почках нередки жировые отложения. У 6-летнего самца их масса в мае достигала 225 г. Селезенка серо-малинового цвета, плоская, овальная, массой до 500 г (у быков). Поджелудочная железа имеет массу 175–200 г. Надпочечники и щитовидная железа небольшие. Первые имеют продолговатую форму и слабую на разрыв консистенцию. Их масса колеблется в зависимости от физиологического состояния животного.

С первых дней жизни у теленка идет интенсивное нарастание массы внутренних органов. Так, масса сердца 2-недельного теленка увеличивается на 25% по сравнению с новорожденным. В 2–2,6 раза возрастает масса печени, почек, селезенки. К периоду взросления масса сердца увеличивается в 10–15 раз, легких — в 9–18 раз. У взрослых самцов и самок чем старше особь, тем крупнее внутренние органы (см. табл. 18).

Кишечник овцебыка длинный, что связано с большим объемом потребляемого корма и максимальным усвоением им питательных веществ. У новорожденных телят длина кишечника равна 10–15, у взрослых быков — 46–52 м. За период развития животного он увеличивается в среднем в 4,3 раза. Кишечник у ранневозрастных телят длиннее их тела в 15 раз, у взрослых особей — в 18–22 раза. Слепая кишка короткая, удлиняется за время жизни животного с 12–18 до 40–70 см. По общей длине кишечника овцебык не уступает зубру (35–40 м) и яку (37–50 м).

Анализ относительной массы внутренних органов овцебыка показывает, что наиболее высокие показатели характерны для легких, печени и сердца. Причем у новорожденного теленка они почти в 2 раза выше, чем у взрослой особи, т.е. детеныш имеет развитые, относительно крупные, хорошо функционирующие главные органы. Отношение массы внутренних органов новорожденного к массе тех же органов взрослых животных свидетельствует о высоком показателе в пользу детеныша. Это еще раз подтверждает высокий уровень развития внутренних органов в эмбриональный период.

Желудок. Овцебык, как и другие представители жвачных, имеет 4-камерный желудок, и в нем рубец — самый объемный. Его абсолютная емкость в 2 раза больше, чем у дикого северного оленя или карибу (Klein, 1986). Рубец вмещает до 40 кг пищи, которая задерживается в нем до 28–37 часов (Holleman et al., 1984). Потребление большого количества корма обусловлено поддержанием теплообмена, быстрым накоплением энергозапасов летом. Брожение и расщепление ферментами пищи в желудке идет при кислой реакции (табл. 20).

Язык взрослых овцебыков небольшой — до 1000 г у самцов, розоватого цвета, иногда с темно-бурым пятном на кончике. Крупный 7-летний самец имел следующие размеры языка: длина — 325, ширина по спинке — 64, толщина — 105 мм. По спинке языка расположены вкусовые сосочки. Небо верхней челюсти имеет 14 валиков и пластин. В передней части его расположен круглый розовый сосочек размером 14x14 мм. У гортани просматривается темное пятно. Размер гортани 40x55 мм, длина пищевода — 90 см. Трахея взрослых особей состоит из 27-30 полных хрящевых колец, длина которых составляет около 400 мм. Диаметр первого кольца у самца — 55 мм.

Половая система. Матка самки овцебыка двурогая, состоит из тела, шейки и рогов. Яичники небольшие, эллипсоидные, яйцеводы извилистые. Так, самка

Таблица 20

Масса содержимого и отделов желудка овцебыков Таймыра, кг

Показатель	Самцы		Самка 11 лет
	6 лет	7 лет	
Желудок с содержимым	61	60	22
Содержимое рубца	40	40	18,5
Без содержимого			
рубец	4,74	4,19	—
сетка	0,76	0,57	—
книжка	1,3	1,14	—
сычуг	0,45	0,42	—
pH рубца, сычуга	6,5	6,5	—

в возрасте 4 лет, не приносившая приплода, имела яичники массой 2,3 г. Физическое развитие матки у большинства самок заканчивается к двум годам жизни. По данным Дж. Роуэлла и др. (Rowell et al., 1987), воспроизводственный тракт взрослой самки имеет массу в среднем 117,9 г, а рога матки достигают в длину в среднем 26 см. Семенники взрослых быков довольно крупные, продолговато-овальные, с хорошо развитыми придатками. Размеры и масса пары семенников у двух обследованных животных не имели больших различий: длина без придатков 97–100 мм, средняя масса — 315 г, в том числе правого — 160 г. Половой член состоит из головки, тела и шейки. Длина os penis — 29 см, форма — овальная.

Кровеносная система. Овцебык имеет хорошо разветвленную кровеносную систему и высокую температуру тела. А.Х. Лайшевым (1981, 1983) исследована артериальная система грудной и тазовой конечностей животных в возрасте 2–3 лет, погибших в первую зиму после их завоза на Таймыр. В грудной конечности имеется 5 основных стволов артерий, из которых магистральной является плечевая диаметром 5–6 мм. Она спускается косо вниз и вперед, прилегая к плечевой кости, отдает здесь артерию для двуглавой мышцы плеча, а далее разделяется на локтевую и плечевую. В дистальной части конечности артерии заканчиваются ветвями пясти, запястья и пальцев. В тазовой конечности из 5 артерий главной является бедренная диаметром до 6 мм. Плюсневая, лежащая ниже, имеет диаметр в 2 раза меньше. Общая пальцевая артерия очень короткая, до 15 мм. Было установлено, что конечности овцебыка имеют развитую артериальную систему и хорошее кровообращение. Сосуды разветвленных артерий густо расположены во всех участках кожи конечностей вплоть до их дистальных отделов.

У рассматриваемого вида довольно высокий уровень обмена веществ, обеспечивающий высокую температуру тела. По Дж. Тенеру (1965), ректальная температура у овцебыков равна 38,4°С, по нашим данным — от 36,0 до 39,8°С , в среднем 38,3°С (n=10). Частота пульса — 75–90 ударов в минуту, частота дыхания — от 16 до 30. Установлено, что у новорожденных телят температура на поверхности кожи выше копыта равна 29,8°С при температуре среды –24°С (Blix et al., 1984a). Следовательно, потеря тепла из артериальной крови незначительная, что связано с хорошей меховой защитой конечностей и всего тела.

Таблица 21

Размеры и масса мышц взрослого самца овцебыка

Название мышцы	Длина, см	Ширина, см	Масса, г
Большая жевательная головы	22,5	13,0	400
Трапециевидная шеи	48,0	31,5	2820
Плечеатлантная шеи	33,0	35,5	960
Трехглавая плеча	32–54	13,5–27,5	4900
Длиннейшая бока тела	122,0	66,5	6880
Ягодичная бедра	38,5	21,0	2840
Двуглавая бедра	72,0	32,0	4825
Мышца позвоночного столба	70,0	20,0	2920
Большая поясничная	96,0	19,0	4240
Выйная связка (шея — горб)	74,5	2,7	240
Общая масса			31105

Мышечная ткань. Овцебык отличается мощной мускулатурой на многих частях тела. Нами измерено и взвешено 10 разных мышц с левой стороны тела быка в возрасте 7 лет (табл. 21). Самые крупные из них: трапециевидная шеи, трехглавая плеча, длиннейшая передней конечности, двуглавая бедра, большая поясничная. Мощные мышечные связки плече-шейного отдела действуют как единый рычаг для поддержания тяжелой головы зверя. Общая масса основных мышц (с двух сторон тела) равна 62,2 кг, что составляет 19,4% массы тела животного. Это показатель чистого выхода мяса. В мышцах, как и в печени, происходит запасание гликогена, который быстро мобилизуется и расщепляется до молочной кислоты в момент недостатка энергии в организме. При охлаждении увеличивается электрическая активность мышц.

Биохимия организма

По овцебыку Таймыра впервые проведены комплексные исследования морфологии и биохимии крови и сыворотки, химического состава рубцовой жидкости, мочи, внутреннего жира, молока, содержания витаминов и гликогена, макро- и микроэлементов в органах и тканях животного. Данные по морфологии и лейкограмме крови овцебыка сопоставлены с аналогичными показателями овцы и коровы. Проведен химический анализ волосяного покрова овцебыков Таймыра и Аляски. Биологические пробы для исследований взяты как от добытых, так и от обездвиженных особей (рис. 15). Морфология и лейкограмма крови, электрофоретические спектры сывороточных белков изучены по 3 особям, другие исследования проведены по 2 особям



Рис. 15. Взятие проб крови при отстреле взрослого овцебыка. Май 1988 г.

взрослых самцов. Для химического анализа взято более 20 проб из разных органов и тканей животных. Проба молока в количестве 50 мл получена от обездвиженной лактирующей самки в возрасте 5 лет и массой 150 кг в мае 1989 г. Химический состав молока, содержимого рубца, рубцовой жидкости, мочи, экскрементов показан в соответствующих разделах.

Морфология и биохимия крови. Показатели морфологического состава и лейкограммы крови овцебыка даны в сравнении с показателями других видов копытных (табл. 22, 23). Общая морфологическая картина крови овцебыка ближе к таковой овцы, однако по гемоглобину имеются большие различия. У овцебыка даже минимальное содержание гемоглобина превышает максимальные показатели его у коровы и овцы (см. табл. 22). Повышенное содержание этого вещества, видимо, свойственно арктическому виду. Синтез его протекает в осевом скелете и эпифизах трубчатых костей, которые принимают на себя всю тяжесть тела (Коржуев, 1968). Лейкоцитов много в стенках желудочно-кишечного тракта, они играют активную роль в пищеварительном процессе, а также выполняют бактерицидную роль. Как показали наши исследования, бактерицидность сыворотки крови овцебыка равна 76–83%, а реакция с парагриппозным антигеном отрицательная. Вязкость крови овцебыка высокая.

В лейкограмме крови овцебыка наиболее выраженно содержание лимфоцитов и моноцитов — 4100–6000 и 2000–4200 в 1 мкл крови соответственно (см. табл. 23). Содержание моноцитов в крови овцебыка в 6–10 раз выше, чем у овцы и коровы. У телят овцебыков в возрасте 3–8 мес (Канада) лейкограмма крови такова: базофилы — 85,0 (0,67%), эозинофилы — 661 (5,21%),

Таблица 22

Морфология крови овцебыка, домашних копытных и яка

Показатели	Овцебык	Корова	Овца	Як
Скорость оседания эритроцитов (СОЭ), мм	0,2–0,4	0,5–1,5	0,5–1,0	—
Гемоглобин, г%	17–23	9–12	9–13,3	11,5
Эритроциты, млн/мкл	6,9–7,7	5,0–7,5	7,0–12,0	5,8
Лейкоциты, тыс/мкл	9,2–10,4	4,5–12,0	6,0–14,0	—
Общий белок, г%	3,94–5,75	6,0–8,5	6,0–7,5	11,0

Таблица 23

Лейкограмма крови овцебыка и домашних копытных животных

Лейкоциты	Овцебык (n=3)		Корова, %	Овца, %
	%	кол-во в 1 мкл		
Базофилы	3–6	300–600	0–2	0–1
Эозинофилы	1–5	100–500	5–8	4–12
Нейтрофилы				
юные	0–1	0–100	0–1	0–2
палочкоядерные	0–3	0–300	2–5	3–6
сегментоядерные	8–12	800–1200	20–35	35–45
Лимфоциты	41–60	4100–6000	40–65	40–50
Моноциты	20–42	2000–4200	2–7	2–5

лимфоциты — 6152 (48,75%), моноциты — 321 (2,46%) (Glover, Haigh, 1984). Расхождение этих данных с показателями взрослых овцебыков Таймыра незначительное, кроме моноцитов. Количество эозинофилов в организме увеличивается при пищеварении, инвазии, инфекции. Они принимают активное участие в дезинфекции чужеродных белков. Антитела начинают вырабатываться с появлением первых лимфоцитов. Нейтрофилы образуются из лимфоцитов, они играют роль в белковом обмене.

Биохимические показатели крови и сыворотки овцебыка мало отличаются от аналогичных показателей крупного рогатого скота и овец (табл. 24). В крови овцебыка несколько больше сахара и мочевины, а в сыворотке значительно меньше калия и натрия. Пополнение натрия в организме идет не за счет поедания растительности, а при посещении солонцов.

Анализ проб внутренних органов и скелетных мышц на наличие в них витаминов и гликогена (табл. 25) показал, что содержание витамина А в значительных количествах отмечено только в печени, а витамина С — в печени и селезенке. Наличие гликогена, причем в относительно равных количествах, характерно для всех обследованных органов. Следует отметить, что пробы от взрослого самца были взяты в середине мая. К этому времени наличие витамина А и гликогена в печени незначительное. За лето содержание их должно возрасти в несколько раз, как это наблюдается у северного оленя (Баскин, 1970). Гликоген быстро накапливается в органах и быстро мобилизуется организмом в период нехватки кормов зимой (Tener, 1965).

Таблица 24

Биохимические показатели крови и сыворотки овцебыка в сравнении с другими видами животных, мг%

Показатели	Овцебык (n=2)	Крупный рогатый скот	Овца
	Кровь		
Сахар	73,2	40–70	35–60
ЛЖК, мμ²/л	1,44–2,05	1,8–2,6	4,09–5,74
Кетоновые тела	6,55–6,59	6,25–10,15	5–91
Мочевина	27,0	7,8–34,1	25,2
	Сыворотка		
Общий азот	1008–1092	1088–1210	799,1
Небелковый азот	36,4–42,0	34–53	45
Калий	13,6–14,4	25–27	17,7–18,8
Натрий	216–240	425–435	257–270

Таблица 25

Содержание витаминов и гликогена в органах и тканях овцебыка

Образец	Витамин А		Витамин С, мг%	Гликоген, мг%
	И.Е.	мкг/г		
Печень	354,0	126,7	15,65	765,3
Селезенка	Не обнаружен	Не обнаружен	7,88	629,2
Сердце	–"–	–"–	2,37	589,2
Легкое	–"–	–"–	1,65	307,5
Язык	–"–	–"–	1,62	610,3
Большая поясничная мышца	–"–	–"–	1,73	663,1

Химический состав внутреннего жира и костного мозга бедренной кости взрослого быка (табл. 26) имеет довольно ровные показатели по кислотному и эфирному числу, а также числу омыления и выходу глицерина. По иодному числу показатели значительно выше только для почечного жира. Жировая ткань служит источником питательных веществ, энергии, воды, тепла, средством защиты организма. В некоторые периоды жизненного цикла (гон, беременность, лактация, зимовка) жир играет решающую роль для выживания зверя. Он более чем в 2 раза питательнее протеинов (Юргенсон, 1973), является основным источником энергии для работы различных органов, в частности мускулатуры. Костный жир расходуется в последнюю очередь при очень неблагоприятных условиях жизни.

Содержание не только внутреннего жира, но и жира в других пробах органов и тканей 7-летнего самца овцебыка (табл. 27) свидетельствует о том, что зверь в послезимний период (май) выпасался на продуктивных пастбищах и имел хорошую упитанность. Наибольшее содержание жира зарегистрировано в пробах языка (43,74%), сердца (35,77%), диафрагмы (25,53%). В значительных количествах он отмечен в поджелудочной железе, мышцах, мездре, бедренной кости, а в наименьших — в копыте (1,18%) и легком (2,4%). Зольные вещества обнаруживаются в органах и тканях в примерно равных количествах, однако в кости бедра их содержание значительно выше. Общего азота больше в легких и почках, меньше — в селезенке и бедренной кости.

Таблица 26

Химический анализ внутреннего жира взрослого овцебыка

Образец	Перекисное число, % иода	Иодное число, % иода	Кислотное число	Число омыления	Эфирное число	Выход глицерина, %
			мг КОН на 1 г жира			
Почечный	0,014	7,19	0,805	220,48	219,68	12,02
Околопочечный	0,011	1,62	0,609	203,13	203,52	11,08
Брыжейки	Не обнаружен	2,19	0,588	205,18	204,59	11,19
Крестцовый	–"–	3,33	0,749	214,08	213,33	11,67
Мозг бедра	–"–	1,79	0,679	209,44	208,76	11,42

Таблица 27

Содержание жира, зольных веществ и азота в пробах органов и тканей овцебыка, %

Пробы	Гигроскопическая влага	Зола	Жир	Общий азот
Сердце	5,46	3,27	35,77	8,59
Легкие	8,04	4,69	2,4	13,12
Печень	10,56	4,57	5,91	7,01
Почки	10,24	5,1	11,31	10,99
Селезенка	10,3	5,85	3,33	2,07
Поджелудочная железа	11,89	5,71	21,92	7,85
Язык	6,3	2,24	43,74	6,61
Диафрагма	8,17	3,06	25,53	8,21
Стенка рубца	8,52	6,16	6,33	7,75
Большая поясничная мышца	5,87	3,25	18,94	8,26
Трехглавая мышца	6,52	3,14	23,33	8,92
Кость бедра	6,32	47,83	16,6	3,26
Мездра	8,35	1,94	18,91	7,85

Организм овцебыка нуждается в макро- и микроэлементах в сравнительно больших количествах. Их содержание в теле животного зависит от конкретного биотопа, в котором оно обитает и питается (Юргенсон, 1973). Иначе говоря, многие процессы жизнедеятельности зверей протекают за счет химических элементов среды. Содержание макроэлементов в органах и тканях организма овцебыка не отличается большими колебаниями (табл. 28). Кальция больше всего в кости бедра (17,0%) и, вероятно, во всем скелете. Его достаточно много в экскрементах (2,48%). Фосфора больше в почках, печени, поджелудочной железе и бедренной кости (0,87–0,92%), натрия — в легких и стенках рубца (1,0–1,02%). Калий, сера, хлор встречаются в почти равных количествах.

Микроэлементы необходимы овцебыку так же, как и макроэлементы. Причем позвоночным животным их требуется значительно больше, чем растениям (Одум, 1970). Из микроэлементов железо занимает первое место по содержанию в органах и тканях овцебыка (табл. 29). Очень много его в селезенке

Таблица 28

Содержание макроэлементов в пробах органов и тканей взрослого овцебыка, %

Пробы	Ca	Mg	P	K	Na	S	Cl
Сердце	0,095	0,048	0,56	0,82	0,62	0,4	0,65
Легкие	0,15	0,045	0,45	0,85	1,0	Нет свед.	Нет свед.
Печень	0,29	0,075	0,88	0,75	0,3	0,55	0,58
Почки	0,11	0,063	0,93	1,02	0,88	0,63	1,09
Селезенка	0,55	Нет свед.	0,6	1,15	0,57	0,62	0,43
Поджелудочная железа	0,36	0,025	0,87	1,15	0,67	0,35	0,86
Язык	0,39	0,09	0,35	0,46	0,26	0,4	0,46
Большая поясничная мышца	0,115	0,06	0,34	1,0	0,23	0,43	0,32
Стенки рубца	1,05	0,05	0,57	0,78	1,02	0,43	0,48
Кость бедра	17,0	0,21	0,92	0,08	0,44	0,09	0,26
Копыто	0,17	0,66	0,09	0,03	0,03	0,79	0,37
Мездра	0,43	0,51	0,22	0,14	0,37	0,32	0,83

Таблица 29

Содержание микроэлементов в органах и тканях взрослого овцебыка, мг/кг

Пробы	Fe	Cu	Co	Mn	Zn	I
Сердце	233,98	13,86	0,15	1,33	57,78	0,2
Печень	512,65	330,67	0,62	8,87	81,11	0,15
Почки	279,34	23,67	0,41	3,11	86,0	0,5
Селезенка	5318,17	6,67	Нет свед.	Нет свед.	97,78	0,45
Поджелудочная железа	344,26	10,8	0,26	14,2	120,0	0,55
Язык	117,39	3,62	Нет свед.	1,63	66,67	0,1
Диафрагма	270,22	8,0	0,067	2,5	108,89	1,0
Стенки рубца	390,6	7,2	0,25	47,0	200,0	0,2
Большая поясничная мышца	199,4	10,13	0,35	1,33	102,2	—
Мездра	520,5	5,87	0,07	12,0	56,19	0,45
Пух овцебыка Таймыра	208,49	7,73	0,4	12,06	62,2	—
Пух овцебыка Аляски	330,7	2,93	0,45	54,7	97,8	—

(5318,17 мг/кг). Большое количество железа выводится с экскрементами (1708,5 мг/кг). Аккумуляторами меди являются печень и почки, много ее в содержимом рубца. В достаточных количествах в органах и тканях встречается цинк, особенно в поджелудочной железе, стенках рубца, мышцах. Марганца много в содержимом рубца (до 172,7 мг/кг). Кобальт можно считать следовым элементом. Выясняется такая закономерность в наличии железа и меди: их много в содержимом рубца, стенках рубца, мышцах, мездре и волосе. Объяснение этому следует искать в химическом составе почв и кормовых растений в ареале таймырской популяции овцебыка. В волосяном покрове овцебыка с северо-востока Аляски больше содержится железа, марганца, цинка. Очевидно, этих элементов в почвах и растениях на Аляске больше, чем на Таймыре. По содержанию кобальта, хлора и серы различий между популяциями нет.

В заключение следует подчеркнуть, что исследования морфофизиологии и биохимии организма овцебыка дают богатый научный материал для системного анализа и сопоставления, познания всей широты внутренней среды животного. Область исследований в данном направлении следует расширить, особенно для интродуцированной популяции.

Глава II

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ОВЦЕБЫКА В МИРЕ

ИСТОРИЧЕСКОЕ ПРОШЛОЕ ВИДА

Предковые формы овцебыков из древней ветви Ovibovini возникли еще в миоплиоценовое время, населяли внутренние районы Северо-Центральной Азии, впоследствии вымерли, но дали начало новым видам (Соколов, 1953; Верещагин, 1959а). По К. Гарингтону (Harington, 1961), представители современных мускусных быков известны с конца плиоцена — начала плейстоцена, т. е. примерно 2,3–1,8 млн лет назад. В это время формировались европейские, восточно-сибирские, берингийские и другие фаунистические комплексы. Существовал широкий обмен видами между Евразией и Северной Америкой (Кузьмина, 1977). Представители Ovibovini проникли из северо-восточной Сибири на американский материк и на новом месте дали вспышку формообразования (Соколов, 1953; Шер, 1971, 1976). В Евразии в раннем и среднем плейстоцене кроме рода Ovibos существовали еще 2 близких рода: Praeovibos (гигантские овцебыки) и Soergelia (помесь овцебыка и горной овцы или козы). В Северной Америке, помимо упомянутых, были распространены еще такие близкие роды, как Bootherium, Symbos, Euceratherium и др., всего 6 родов и видов трибы Ovibovini (Nelson, 1989; Skwara, 1989). Все они, кроме овцебыка, вымерли к концу верхнего плейстоцена.

Форма, которая могла быть названа прародительницей овцебыков, не известна (Соколов, 1953). Ранняя эволюция этого вида не ясна, запутана по находкам костных остатков ископаемых животных (Rowell, 1990). Многие вымершие виды Ovibovini плейстоценового периода, по-видимому, раньше появились на геологической сцене, чем род Ovibos, но ни один из них нельзя назвать прямым предком овцебыков (Соколов, 1953). К. Гарингтон (1977) допускал, что роды Symbos и Ovibos происходят от плиоценового предка Tsaidamotherium, а И.И. Соколов (1953) считал предками овцебыков миоплиоценовых Criotherium и Urmatherium, существовавших в Азии. С предками овцебыков эволюционно связан род такинов, возникший в Китае также в плиоцене (Jia-Yan Wu, 1989).

В 50–60-х годах XX столетия на северо-востоке Сибири в низовьях р. Колыма были обнаружены богатые палеонтологические находки скелетных останков зверей позднеплиоценового и раннеплейстоценового периодов, в том числе представителей трибы Ovibovini (Шер, 1971, 1976; Кузьмина, 1977; Верещагин, Барышников, 1985). В слоях так называемой олерской свиты

найдены костные остатки южного слона (мамонта), носорога, бизона, крупной лошади, широколобого лося, овцебыка, зоргелии и др. Вероятно, они представляли часть той древней фауны, которая существовала ранее в южных степях Азии (Тугаринов, 1929, 1934; Кузьмина, 1977). Комплекс фауны северо-востока Сибири напоминал миндельские комплексы Центральной Европы и бланканские Северной Америки (Шер, 1971, 1973; Кузьмина, 1977). Находки животных раннеплейстоценового периода, в том числе овцебыков, известны также из смежных областей Субарктики — долин рек Енисея и Иртыша. Следовательно, довольно однотипная раннеплейстоценовая фауна млекопитающих была распространена по всей Евразии, доходя на север до побережья Полярного бассейна (Кузьмина, 1977).

Обширный регион северо-востока Сибири, включавший полярную и материковую Берингию, был центром эволюции многих видов животных и растений, адаптированных к арктическим условиям, центром расселения их к востоку и западу. Вот почему возникло так много циркумполярных видов фауны и флоры.

В среднем плейстоцене (примерно 500 тыс. лет назад) наступила эпоха раннего расцвета мамонтовой фауны, или мегафауны в условиях широкого развития степных пространств в Евразии и Северной Америке. В эту фауну входил и овцебык. Он имел крупные размеры и высокую численность (Верещагин, 1975). В верхнем плейстоцене мамонтовая фауна достигла небывалого расцвета (Верещагин, Барышников, 1985). На обширной территории от Британских островов до Аляски образовалась гиперзона холодных тундростепей с богатой травяной растительностью, удобренной лессовой пылью (Величко, 1973). Континентальный сухой климат, малоснежье, обилие солнца, отсутствие двукрылых насекомых, твердость грунтов и малочисленность водоемов — все это способствовало процветанию фауны мамонтового комплекса. В Евразии он насчитывал около 50 видов, общая численность которых достигала сотни миллионов голов (Верещагин, 1977, 1979). Ареал евразийского овцебыка занимал почти всю территорию Европы и Северной Азии, североамериканский охватывал регионы от Аляски и Канады на севере до штатов Небраска и Огайо на юге (McDonald, Ray, 1989; Nelson, 1989). Следовательно, этот вид был распространен в Голарктике кругополярно. По Н.К. Верещагину (1977), численность основных видов мамонтовой фауны позднего плейстоцена оценена по 10-балльной шкале в следующих цифрах: мамонт — 3, лошадь — 10, бизон — 10, северный олень — 7, овцебык — 1. На Таймыре из найденных костей 77 особей травоядных преобладали мамонт — 11,7%, лошадь — 27,2, северный олень — 20,8 и овцебык — 14,3% (Верещагин, 1959б). Если учесть, что в Восточной Европе и Северной Азии в позднем плейстоцене обитало около 500 тыс. мамонтов (Верещагин, Барышников, 1985), то овцебыков в этих регионах было, очевидно, не меньше.

Разрушение мамонтового комплекса произошло в конце позднего плейстоцена, 12–10 тыс. лет назад, после окончания Сартанского оледенения в Сибири и Висконсинского в Северной Америке. В этот период резко ухудшающиеся неблагоприятные условия среды оказались сильнее биологической способности животных к адаптации (Russel, 1973). По меткому выражению С.В. Томирдиаро (1977), гибель мамонтовой фауны обусловлена

"экологической катастрофой", вызванной потеплением климата, размораживанием Полярного бассейна, поднятием уровня океана, вытаиванием грунтовых льдов, заболачиванием почв, увеличением влажности и усилением снегопадов. Благоприятные тундростепи превратились в малопригодную среду обитания для многих видов травоядных животных. Произошло резкое сокращение их ареалов и численности. На севере евразийской части России вымерло около 30 видов, в Северной Америке — 32 вида и рода (Верещагин, Барышников, 1985). Кругополярно вымерли мамонты, лошади, волосатые носороги, а с ними и крупные хищники. До минимума снизилось поголовье бизона, овцебыка, тура. Мамонт исчез повсеместно 12–9 тыс. лет назад, а овцебык вымер в большинстве регионов северной Евразии 9–8 тыс. лет назад (Верещагин, Барышников, 1985). Дольше всех он сохранился на севере Таймырского полуострова в районе мыса Челюскин. Здесь существовала небольшая изолированная популяция зверей. Самый близкий к нашему времени возраст черепов из этой популяции датирован по радиоуглероду ^{14}C в пределах 2900 ± 95; 2920 ± 50; 2950 ± 50 лет (Верещагин, 1979, 1986; Якушкин, 1991), т. е. животные погибли в последнюю треть голоцена. На Аляске изолированная популяция овцебыков в северной части территории Юкон также исчезла около 3000 лет назад (Harington, 1980; Klein, 1988). Очевидно, и на Таймыре, и на Юконе причины исчезновения небольших популяций одни и те же: резкое ухудшение экологических условий, связанное с планетарным ослаблением континентальности климата с середины голоцена (Петровский, Юрцев, 1970). В остальных изолированных местах Северной Америки овцебык дожил до наших дней, в частности, он сохранился в северо-западной части о. Банкс (островной подвид) и южнее Висконсинского ледяного щита (материковый подвид) (Harington, 1977; Urquhart, 1982). Впоследствии оба подвида постепенно заселили почти всю арктическую зону Северной Америки.

В Северной Гренландии овцебык к началу голоцена, вероятнее всего, не сохранился. По ископаемым останкам, он появился здесь с арктических островов Канады 4000–5000 лет назад (Vibe et al., 1982; Thing et al., 1984).

Дальнейшие находки в Голарктике ископаемых животных семейства Bovidae, в том числе представителей трибы Ovibovini, могут существенно дополнить историческое прошлое овцебыка, уточнить его происхождение и пути эволюционного развития.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ АБОРИГЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ОВЦЕБЫКА

Коренные популяции овцебыка сохранились до настоящего времени лишь в двух регионах мира — Канаде и Гренландии. По высказыванию Дж. Тенера (1965), мускусный бык в прошлом был широко распространен в арктической части Канады, но нигде не достигал большой численности. Подобное можно сказать и о Гренландии, которая располагает значительно меньшей территорией, пригодной для обитания вида. В обоих регионах климатические факторы на протяжении XIX и XX вв. неоднократно вызывали резкие

колебания численности и сокращение районов обитания вплоть до исчезновения отдельных субпопуляций. В XIX в. добавился антропогенный фактор, когда усилился наплыв на Север пришлых людей, вооруженных огнестрельным оружием, пушных компаний, китобойных флотилий, полярных экспедиций. Это привело к неконтролируемому отстрелу, по сути, уничтожению популяций овцебыка. Только одна пушная компания "Гудзонбэй" почти за столетие (1822–1916 гг.) заготовила и продала с канадской территории 17584 шкуры овцебыка (Barr, 1991). Кроме того, тысячи зверей были добыты на арктических островах Канады китобоями, трапперами, участниками полярных экспедиций. Наметилась тенденция к исчезновению вида.

Довольно интенсивно эксплуатировалось поголовье овцебыка и в Гренландии. С 1860 по 1974 г. в северо-восточной части региона было отстреляно зимовщиками не менее 12–16 тыс. и отловлено для различных целей около 300 особей (Thing et al., 1984). В западной части Северной Гренландии овцебык исчез уже во второй половине XIX в. К началу XX в. его считали вымирающим видом (Vibe, 1958). На Аляске последнее стадо мускусных быков было уничтожено в 50-х годах XIX в. (Hone, 1934; Hartley, 1956; Lent, 1995). К 1920 г. численность уникального вида в мире снизилась до катастрофических цифр, остаточных небольших популяций (Hone, 1934; Tener, 1965). В 1917 г. правительство Канады взяло этот вид под полную охрану. Через 10 лет, в 1927 г., был организован Телонский заповедник с единственной в то время целью — сохранить самую южную материковую микропопуляцию овцебыка. В 1930 г. в Канаде насчитывалось не более 10–12 тыс. овцебыков (Lent, 1971). К середине 50-х годов поголовье мускусных быков в мире оценивалось примерно в 20 тыс., а в 60-х — в 17–23 тыс. особей (Vibe, 1958, 1967; Tener, 1965; Lent, 1971). Запрет на добычу овцебыков в Канаде длился 50 лет, до 1969 г. В Гренландии мускусный бык стал более или менее эффективно охраняться только с конца 50-х годов, но особенно после создания в 1974 г. крупного национального парка, в границы которого вошло до 95% ареала вида.

Заметный рост численности овцебыка в Канаде начал наблюдаться с конца 60-х — начала 70-х годов (Gunn, 1990). Шло постепенное заполнение исторического ареала вида. По расчетам Д. Эркхарта (Urquhart, 1982), к концу 80-х годов численность овцебыка в Канаде достигла не менее 45 тыс. особей, в том числе 14,5–15 тыс. на материке и до 30 тыс. на арктических островах. Во второй половине 80-х годов численность еще больше возросла и достигла 75 тыс. голов, в том числе на островах — 57 тыс., на материке — 18 тыс. При этом на двух крупных арктических островах — Банкс и Виктория — обитало до 2/3 всего поголовья овцебыков Канады (Gunn, 1990). Рост численности на этих островах очень показателен. На о. Банкс в начале 50-х годов было всего 100 особей (Tener, 1965), в 1967 г. — 800, в 1970 г. — 1200–1300, в 1972 г. — 3000, в 1974 г. — 4000, в 1980 г. — 19300, 1986 г. — 25700 особей (Kevan, 1974; Wilkinson, Shank, 1974; Gunn et al., 1989; Gunn, 1990). Плотность вида на острове стала очень высокой: в южных и центральных районах — 2,1, в северных — 15,2 особи на 10 км^2. На о. Виктория в 1958–1959 гг. насчитывалось 908 овцебыков (Urquhart, 1982), в 1980 г. — 12160, в 1986 г. — 20500 (Gunn, 1990). Здесь плотность населения животных ниже, чем на о. Банкс, и численность продолжает расти. Можно с уверенностью констатировать, что при бла-

гоприятных условиях среды и наличии действенной охраны любая популяция овцебыка, аборигенная или интродуцированная, достигает эффективного роста, начинает процветать. Увеличение численности овцебыка в 70–80 годах происходило и на других арктических островах Канадского архипелага. В 1968 г. он появился впервые на Баффиновой Земле (Urquhart, 1982). К середине 80-х годов в Северо-Западных Территориях Канады (вся арктическая часть страны) образовалось 16 популяций овцебыка. В них было сосредоточено более 100 тыс., или 3/4 всего поголовья вида в мире (Gunn, 1990). К середине 90-х годов численность овцебыков Канады оценивалась в 140 тыс. особей (Gunn, 1995). Современный ареал канадских популяций простирается от северных границ редколесий на материке до самых высокоширотных островов архипелага в пределах 64° — 83° с.ш.

Несколько иная картина с состоянием популяций овцебыка наблюдается в Гренландии. Х. Тинг (Thing, 1990) считает, что в Гренландии существуют 3 более или менее обособленные популяции, обитающие на севере и северо-востоке острова в границах 70° — 83° с.ш. Оценка численности вида в силу неполноты учетных работ в течение XX в. давалась самая разноречивая — от 6 до 50 тыс., но чаще 18–20 тыс. голов. Следует отметить, что на состояние популяций овцебыка в регионе сильно влияют неблагоприятные климатические факторы, которые периодически повторяются по десятилетиям. Так, в 20–40-е годы XIX в. для овцебыка складывалась благоприятная обстановка среды, а в первом десятилетии XX в. — неблагоприятная. В середине 50-х годов произошел резкий спад численности из-за природных катаклизмов. Поголовье сократилось вдвое и составило 5–10 тыс. особей. Через 20 лет, к 1974 г., оно было восстановлено (Kevan, 1974; Мак-Кланг, 1974). В начале 80-х годов вновь отмечалось снижение численности, а со второй половины климат благоприятствовал ее росту. В 1983 г. поголовье овцебыка в Гренландии оценивалось в 20 тыс. особей (Thing et al., 1984; Clausen et al., 1989). Самая северная популяция на Земле Пири (83° с.ш.) насчитывает всего 800–1000, максимум 2000 особей, самая южная на Землях Джеймсона и Скорсби — 7000–8000 особей (Thing, 1990). Плотность населения в северной популяции очень низка — в среднем 0,17 особи на 10 км^2 (Thing, 1990). В южной популяции на Земле Джеймсона она равна 3,0–4,4 особи на 10 км^2 (Lassen, 1984).

Таким образом, к середине 1990-х годов в мире насчитывалось примерно 160 тыс. овцебыков в аборигенных популяциях, а с учетом интродуцированных — около 175 тысяч. Рост численности вида продолжается. К настоящему времени многие коренные и некоторые крупные интродуцированные популяции овцебыка в Канаде, Гренландии, на Аляске эксплуатируются аборигенными жителями в объеме отпущенных местными департаментами квот. Широко практикуется и спортивная охота для туристов из разных стран мира.

РАССЕЛЕНИЕ ОВЦЕБЫКА НА ЗАРУБЕЖНОМ СЕВЕРЕ

Зарубежные биологи редко употребляют слово "акклиматизация", чаще — "расселение". Это объясняется, по-видимому, тем, что выпуск овце-

быков осуществлялся в места их былого обитания (север Аляски), хотя в Гренландии, к примеру, крупную популяцию создали в тех местах (западная часть острова), где овцебык в прошлом никогда не встречался.

Богатый зарубежный опыт искусственного расселения овцебыка имеет не только большое биологическое и экономическое значение с точки зрения обогащения фауны. Для науки и практики он интересен и поучителен тем, что его можно использовать в условиях российской Арктики при дальнейшей акклиматизации этого вида.

Расселение овцебыка за рубежом началось с первых лет XX в. и продолжается с перерывами до сих пор. Овцебык был завезен в Швецию, Норвегию (материковая часть и архипелаг Шпицберген), Исландию, США (Аляска), Западную Гренландию, Северный Лабрадор (Канада). В некоторые из перечисленных стран партии молодых зверей (телят и годовиков) завозили по нескольку раз. Исходным материалом в первые десятилетия послужили животные из Восточной Гренландии. В последующие годы для расселения брали зверей из вновь созданных популяций (Аляска). Интродукцию овцебыка впервые начала Швеция в 1900–1901 гг., когда 6 телят были выпущены в горную часть страны. Через 2 года они погибли. Исландия завезла 14 овцебыков в 1929–1930 гг. К 1932 г. их не стало. Неудачу с интродукцией биологи объясняли мягким и влажным климатом этих стран, поскольку звери гибли от пневмонии.

Норвегия приступила к акклиматизации овцебыка с 1924г., когда 11 зверей выпустили сперва на прибрежные острова фиордов, потом переселили на материк в горную часть. В 30-е годы к ним добавили еще 10 особей. Животные прижились. В период второй мировой войны они были истреблены. Повторные завозы состоялись в 1947–1953 гг., 27 особей выпущены в тех же горах Довре на юге страны. Они и послужили исходным поголовьем для создания современной популяции овцебыка. В 1958 г. в ней насчитывалось 25 особей, животные широко кочевали, гибли (Lønø, 1960; Alendal, 1983a). В июле 1978 г. было 52 зверя, но 12 из них погибли от молнии, осталось 40. В 1982 г. было всего 33, в 1987 г. вновь 40 животных (Alendal, 1980, 1983a). Судя по всему, в горных долинах страны микропопуляция испытывает недостаток мест обитания, что ограничивает ее дальнейший рост. Об этом свидетельствует уникальный случай ухода группы овцебыков из Норвегии в Швецию за 200 км.

На архипелаг Шпицберген интродукция овцебыков состоялась в 1920 г. в количестве 17 молодых особей. Звери прижились. В 1936 г. насчитывалось около 30 особей. Во время второй мировой войны их почти истребили. В 1959 г. поголовье возросло до 50 животных. В последующие годы стадо начало сокращаться. В 1974 г. в нем было 35 особей, в 1978 г. встретили лишь 1 пару, а в 1981 г. — 1 особь (Alendal, 1976, 1983a). Вымирание овцебыков на Шпицбергене биологи связывают с возникновением пищевой конкуренции с местным подвидом хорошо адаптированного северного оленя, численность которого растет (Alendal, 1976, 1983a; Klein, Staaland, 1984). По-видимому, здесь оказали пагубное влияние также климатические и антропогенные факторы. Ситуация с исчезновением овцебыка на Шпицбергене сви-

детельствует о том, что субпопуляция в 50 особей еще не гарантирована от вымирания.

В Швеции овцебыки все же прижились, но без помощи человека. В 1971 г. группа из 5 животных (2 самки, 2 теленка и самец), совершив длинный переход по горам, переселилась из Норвегии в Швецию, обосновалась в горах Нъёрдалена и на новом месте дала потомство (Alendal, 1974; Lundh, 1984). Рост поголовья идет медленно, ареал не расширяется. В 1982 г. было 25, в 1987 г. — 40 особей (Lundh, 1984). Эта микропопуляция обосновалась там, где существует сильный антропогенный фактор. Очевидно, дальнейший рост поголовья животных в Швеции, как и в Норвегии, не имеет больших перспектив.

Наибольших успехов в расселении овцебыка достигли американские и датские зоологи. Первые создали на Аляске 5 популяций, из них 2 островные и 3 материковые, вторые добились создания высокопродуктивной интродуцированной популяции на западном побережье Гренландии (Thing et al., 1984; Klein, 1988; Thing, 1990). Первый завоз овцебыков на Аляску состоялся в 1930г. Партию из 34 молодых животных доставили из Восточной Гренландии и поместили в загоны под г. Фербенкс, где содержали несколько лет. К середине 1934 г. 10 животных погибло, но в том же и следующем году были получены первые приплоды. В 1935–1936 гг. всех оставшихся овцебыков в количестве 31 особи переместили на остров Нунивак, лежащий у берегов Аляски в Беринговом море. Интродукция животных на острове прошла успешно, чему благоприятствовали климатические и кормовые условия (Hartley, 1956; Лент, 1970; Lent, 1971; Spencer, Lensink, 1970; Smith, 1976, 1984b). С 1935 по 1968 г. численность овцебыков увеличилась до 750 голов (Lent, 1971; Smith, 1984b). В последующие годы она стала сокращаться в связи с деградацией зимних пастбищ, повышением смертности зверей (Spencer, Lensink, 1970), а также проведением отлова и открытием охоты. За 1964–1981 гг. из популяции было изъято для расселения и зоопарков 383, добыто в течение 1975–1982 гг. 343 зверя (Smith, 1984a). Была поставлена цель: поддерживать численность популяции на уровне примерно 500 особей, что и осуществляется до настоящего времени. В 1983 г. на о. Нунивак было 490, в 1987 г. — 587 особей (Smith, 1984a, 1989b). Нунивакская популяция послужила исходным материалом для расселения овцебыка на другие острова и в материковую часть Аляски. Выпуск 23 зверей был осуществлен на о. Нельсон в 1967–1968 гг. Через 5 лет, в 1973 г., здесь обитало 44, в 1983 г. — 205, в 1986 г. — 258 особей. Остров лежит вблизи дельты р. Юкон и животные начали расселяться на материк, на Аляску (Smith, 1984b).

Для нас особый интерес представляли результаты расселения овцебыка в материковой части Аляски и Канады, ибо на Таймыре также создавалась материковая популяция этого вида. В трех точках Аляски с 1969 по 1981 г. интродукция овцебыков осуществлялась двумя партиями в разные годы. Всего было выпущено 207 молодых животных. При выпуске на материк звери широко разбредались и гибли от разных причин. Так, на полуострове Сьюард и в районе мыса Томпсон (запад и северо-запад Аляски) отдельные особи откочевали от места интродукции на 150–350 км, а на северо-востоке Аляски (арктический заповедник) — на 240–320 (Grauvogel, 1984; Klein, 1988). Во всех трех материковых районах овцебыки прижились и впоследствии сфор-

мировали популяции (Smith, 1984a, 1989b; Klein, 1988). В целом по трем популяциям численность к 1988 г. увеличилась в 5,7 раза (до 1180 особей) и продолжает расти.

В Западной Гренландии создана самая крупная популяция овцебыка из всех северных регионов мира. Формирование ее началось в 1962 и 1965 гг., когда 27 телят, отловленных в Восточной Гренландии и передержанных в зоопарке Копенгагена, выпустили на побережье залива Сендре Стремфьорд на широте 66°30' (Thing et al., 1984; Thing, 1990). Этот район оказался благоприятным по климатическим и кормовым условиям для интродуцентов. Поголовье быстро росло. К 1983 г. оно увеличилось до 700, а к 1988 г. — до 1800 особей. За 1977–1988 гг. годовой прирост популяции составил в среднем 32% (Thing et al., 1984; Thing, 1990; Olesen, 1993). Чтобы расширить заселение пригодных участков западного побережья Гренландии, датские и гренландские зоологи осуществили во второй половине 80-х годов еще ряд выпусков овцебыка. Три выпуска сделано на северо-западном побережье до широты района Туле (Klein, 1988). Для интродукции взяты небольшие партии зверей. Самые минимальные из них состояли из 6–7 особей, но с двойным преобладанием количества самок. Инбредная депрессия в новых микропопуляциях ученых не беспокоит, ибо в природных условиях при действии жесткого естественного отбора она практически не проявляется. Четвертую партию из 15 годовиков переселили на юго-запад Гренландии (61°20') с богатой растительностью (Thing, 1990).

В материковой арктической части Канады биологи также подыскали не заселенный и пригодный для овцебыка обширный район — полуостров Лабрадор. В его северную часть в 70-х годах выпустили 2 партии животных (54 особи), которые хорошо адаптировались к местным условиям. За 5 последующих лет, к 1983 г., численность возросла в 5,5 раза и составила 148 особей. Популяция продолжает прогрессировать (Le Henaff, Crête, 1989). В 1994г. ее численность достигла 1000 особей. Результаты расселения овцебыка на зарубежном Севере, несмотря на отдельные неудачи, можно оценить как положительные. Создано 9 популяций, из них 4 довольно крупные. В перспективе их число возрастет.

ДОМЕСТИКАЦИЯ И ХОЗЯЙСТВЕННАЯ ЦЕННОСТЬ ВИДА

США первыми приступили к одомашниванию овцебыка. В 1964 г. Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Севера начал создавать по проекту "Доместикация" экспериментальную ферму в штате Вермонт (Teal, 1956). В тот же год для нее было отловлено всего 3 теленка. Вторая ферма из 33 особей была создана в 1964–1965 гг. под г. Фербенкс при Университете Аляски. Через 10 лет, в 1975 г., на ней было 142 овцебыка. В связи с возникновением инфекционной болезни ферму переместили в местечко Уналакит под эгиду Аляскинской сельскохозяйственной опытной станции. В 1981 г. на ферме содержалось 115 животных, от них было получено 295 кг пуха стоимостью 50 тыс. долларов. В 1983 г. поголовье увеличилось до 125 животных. По ряду причин эта ферма вновь была перебазирована на юг Аляски под г. Палмер, где

для нее нашли, наконец, удобный безлесный участок с хорошими злаковыми пастбищами — усадьбу бывшего фермера. В 1990 г. на ферме имелось 98 овцебыков. Летом животные выпасались в загонах по отдельным возрастным и половым группам, получали добавку из высококалорийного гранулированного и грубого веточного корма, зимой содержались на сене и комбикорме. Основные статьи дохода фермы — продажа изделий из пуха и платное посещение ее многочисленными туристами.

Нам удалось побывать на этой ферме. Реклама на дорогах для приезжих туристов с целью привлечь их внимание к посещению фермы была красочной и эффектной. Рядом с фермой — удобные стоянки для парковки машин, отдыха, тут же — магазин по продаже изделий из пуха овцебыков. В сопровождении гида туристы в течение часа знакомятся в музее с историей уникальных животных, посещают загоны, фотографируют зверей с близкого расстояния.

Стоимость пуха на кооперативной ферме — 300 долларов за 1 кг, но продаются только шерстяные изделия и всякие сувениры из него. Пух вычесывают весной с животных, помещенных в специальные станки, металлическими расческами. Потом его рассылают по близлежащим поселкам эскимосским женщинам, входящим в кооператив. Из него вяжут шарфы, шапочки, свитеры, платья с естественным окрасом. Пух хорошо красится, изделия из него не дают усадку. Как пишет Джон Тил-младший (1978), из 1 кг пуха можно получить нить в 30 км. На шарф длиной 1,5 м требуется 25–50 г, на элегантное платье — 100–150 г пуха. Изделия из него очень легкие, пушистые, теплые, они лучше, чем из кашемировой пряжи, но дорогие. К примеру, шарф стоил 250 долларов.

Половину доходов ферма получает от продажи меховых изделий, половину — от наплыва туристов с весны до осени, и едва сводит концы с концами. Практика показала, что даже крупные фермы овцебыков, кооперативные и частные, убыточны. К тому же на фермах нередко возникают инфекционные болезни, плохо сохраняются телята, проявляется инбредная депрессия, не соблюдается режим кормления и т.п. Только большая ветеринарная и иная помощь со стороны университетов Аляски спасает коммерческую ферму в г. Палмер от финансового краха. Ее обслуживающий персонал сведен до минимума — 4 человека.

В начале 80-х годов при университетах штата Аляска, Канады, Норвегии созданы небольшие (20–30 особей) экспериментальные фермы овцебыков, где проводятся объемные и углубленные исследования по широкому спектру проблем: морфофизиологии, генетике, цитологии, репродукции, ветеринарии и др. Эти исследования ведутся Институтом арктической биологии Университета Аляски, Западным колледжем ветеринарной медицины Университета Саскачеван в Канаде и Институтом медицинской биологии Университета Тромсё в Норвегии. Между ними налажено научное сотрудничество. Работы по гибридизации, насколько нам известно, не ведутся. Практикуется лишь искусственный отбор животных и замена самцов-производителей во избежание проявления инбридинга. На Таймыре при НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера мы также пытались организовать экспериментальную ферму, однако наша цель осталась пока не осуществленной.

Что касается использования природных аборигенных популяций овцебыка, то они издревле (с палеолита) играли большую роль как источник питания для коренных жителей — северных индейцев и эскимосов Канады, Аляски и Гренландии. В XVIII–XIX вв. коренные поселенцы не могли обходиться без мяса, шкур и шерсти мускусных быков. Из шкур они изготовляли полости для жилищ и саней, из кожи делали обувь, из рогов — посуду и стрелы. Охотились эскимосы на собачьих упряжках, гнали стадо, пускали вдогонку промысловую собаку, которая стопорила бег животных. Убой производился с близкого расстояния копьями или стрелами (Lent, 1971). Современные жители Севера используют снегоходы и огнестрельное оружие.

Как пишут полярные исследователи П. Фрейхен и Ф. Соломонсен (1963), шкуры взрослых овцебыков не шли на одежду (куртки, шапки), ибо она получалась тяжелой. Для этих целей использовали шкурки новорожденных телят или даже выпоротков. Изготовленная из них одежда была легкой и ноской. Шкуры взрослых животных использовались пришлыми людьми как ковры и подстилки. Стоимость их в 1920-х годах достигала 50–175 фунтов стерлингов.

Дж. Тенер (1965) был одним из первых современных зоологов, который предположил, что овцебык после восстановления численности может иметь большое хозяйственное значение в экономике коренных жителей, стать значимым охотничье-промысловым видом. В Канаде с 80-х годов аборигенные популяции после полувекового периода охраны начали довольно эффективно эксплуатироваться. В 1981 г. для крупной популяции о. Банкс была отпущена квота отстрела в 2000 голов, фактически добыли 250, причем от 60 спортивных отстрелов получили валовой доход в 400 тыс. долларов (Urquhart, 1982). В последующие годы объем добычи возрастал. В 1987–1988 гг. в пределах Северо-Западных Территорий Канады было отстреляно 870 овцебыков, что составило лишь 34% от размера квоты. Общая стоимость отстрела была равна около 1 млн долларов. Однако только на о. Банкс ежегодный доход от добычи 2000 овцебыков мог бы составить не менее 2 млн долларов. Особо выгодна спортивная охота (Gunn, 1990). По данным этого автора, в конце 80-х годов квота на отстрел овцебыков в Канаде достигла почти 3100 особей в год, в том числе 2760 на островах и около 320 на материке.

Кроме мясной продукции, от убитых овцебыков получают пух, кожу, рога. В 1988 г. канадская община Хольманн заработала от продажи изделий из рогов 20 тыс. американских долларов. Спрос на эти изделия большой. Пух можно собирать в больших количествах в местах обитания стад, правда, не такой чистый, как на фермах. Канадские биологи предлагали заняться таким промыслом на о. Банкс путем посылки туда бригад сборщиков, но это мероприятие поддержки не нашло по причине экономической невыгодности.

В Гренландии отстрел овцебыков до 50-х годов велся без должного контроля и порой в больших количествах. Так, в сезон 1929/30 г. приезжими охотниками было отстреляно 1200 животных (Ferns, 1964). До 1956 г. овцебыки севернее Земли Джеймсона могли быть отстреляны легально в течение года в неограниченных количествах (Tingh, 1990). С введением новых правил охоты были достигнуты меры защиты животных от чрезмерного промысла и отлова телят для экспорта. Но для постоянных жителей охота оста-

валась легальной. В 1958 г. местному муниципалитету Скорбизунд была отпущена следующая квота: 1 овцебык на 15 жителей за 1 охоту. Общий годовой лимит на отстрел был установлен в размере 70 голов, но добывалось значительно больше — от 300 до 500 животных, что составляло 8–14% популяции Земли Джеймсона (Tingh et al., 1984). Все мясо использовалось местным населением поселка в 500 человек, шкуры частично продавались. С организацией крупного национального парка в пределах почти всего севера и северо-востока Гренландии снизился пресс охоты и сохранность популяций повысилась, но случаи отстрела зверей на территории парка случаются. Спортивная охота на территории северо-восточной Гренландии запрещена (Tingh et al., 1984). В Западной Гренландии интродуцированная популяция находилась под защитой до 1985 г., когда была отпущена первая квота на охоту. В мае 1988 г. гренландское правительство издало новый закон об охоте и использовании популяций овцебыка в стране.

Что касается интродуцированных популяций овцебыка на Аляске, то помимо первой нунивакской популяции, где охота была открыта с 1975 г. и добыты сотни животных (Smith, 1984b), по другим популяциям, созданным позднее, ограниченная охота открыта относительно недавно: на о. Нельсон — с 1981 г., в северо-восточной части Аляски — с 1983 г., когда было добыто для нужд науки 4 самца. На полуострове Сьюард и северо-западе Аляски отстрел овцебыков до начала 1980-х годов не производился (Smith, 1984).

Глава III

ИНТРОДУКЦИЯ ОВЦЕБЫКА НА СЕВЕРЕ СИБИРИ

ПЕРВОНАЧАЛЬНЫЕ ПРОЕКТЫ И УПУЩЕННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ

В России мероприятия по завозу чужеземных животных и растений с целью их акклиматизации для вольного или домашнего содержания были весьма популярны уже в начале XIX в. Наибольших успехов в постановке опытов по акклиматизации ряда видов животных добился во второй половине XIX в. в своем имении Аскания-Нова на Украине А.Н. Фальцфейн (Верещагин, 1986). Впоследствии этот заповедный участок сыграл большую роль в сохранении редких и ценных видов копытных животных. В 1856 г. в Московском обществе сельского хозяйства с докладом об акклиматизации животных выступил молодой зоолог А.П. Богданов, который призвал к устройству в Москве зоологического сада и к широкой популяризации идей обогащения природы страны. В 1863 г. в Москве организуется "Русское общество акклиматизации животных и растений". Им же был устроен зоологический сад (Бутурлин, 1929; Верещагин, 1986).

О завозе овцебыков в Россию зоологи и охотоведы начали поднимать вопрос с конца 1920-х годов, когда стало известно о первых опытах расселения этого вида за рубежом. Вот что писал в 1929 г. С. А. Бутурлин: "В Америке есть животное, которое было бы для нас гораздо более подходящим, чем болотная крыса (ондатра)... Я говорю о мускусном овцебыке, сохранившемся только в Гренландии и северной части Канады" (Бутурлин, 1929). Он указывал конкретные районы на севере России, где этот вид мог бы прижиться. О тех же возможностях в 1929 г. писал Н.П. Верховский. Он полагал: "Овцебык может быть не только реакклиматизирован в СССР, но, весьма вероятно, и одомашнен" (Верховский, 1929). Автор предлагал организовать специальную экспедицию в Восточную Гренландию по изучению, отлову и доставке на север нашей страны мускусных быков. Однако хорошая задумка Н.П. Верховского не была осуществлена, даже несмотря на попытки связаться с Ф. Нансеном. История распорядилась так, что в Россию в 1928–1931 гг. была впервые завезена ондатра, а не овцебык.

С начала 30-х годов не только обсуждались теоретические вопросы акклиматизации, но и широко проводились работы по расселению отечественных и иноземных ценных видов животных. Вопрос о завозе овцебыка в нашу страну стал еще более актуальным, указывались даже места выпуска — Северный Урал, Таймыр, Якутия, северо-восток Сибири (Насимович, 1933). В

январе 1933 г. в Москве состоялся I Всесоюзный съезд по охране природы. На нем обсуждались генеральный план реконструкции фауны и предложение Н.П. Верховского об акклиматизации овцебыка на севере России, вольном и полувольном его разведении. Съезд эту идею поддержал. Правительство предусмотрело в планах второй пятилетки расходы по закупке, перевозке и выпуску на севере Якутии партии овцебыков (Насимович, 1933). И вновь намеченное государственное мероприятие сорвалось. После этого вопрос с акклиматизацией овцебыка постепенно теряет свою остроту, решение его откладывается на десятилетия. Безусловно, если бы в 30-е годы осуществилось задуманное, как на Аляске, мы бы имели сейчас не одну крупную популяцию овцебыков. В нашей стране при наличии большого числа энтузиастов-зоологов и охотоведов с их опытом в расселении многих видов животных, успех с созданием природных популяций и ферм овцебыка мог быть иным, более значительным и экономически выгодным. Достаточно сказать, что начиная с конца 20-х и до начала 70-х (более 40 лет) в СССР было расселено в общей сложности более 500 тыс. особей млекопитающих 48 видов, из них 11 не входили прежде в состав фауны страны (Павлов, 1978; Новиков, 1979; Колосов, 1976, 1989). Следующим иноземным видом в середине 70-х годов стал овцебык.

В 1950–1970 гг. теория акклиматизации в СССР получила дальнейшее развитие благодаря обширным теоретическим разработкам ведущих зоологов (Шварц, 1959, 1963, 1969а; Иоганзен, 1963; Насимович, 1961, 1963, 1965, 1972; Юргенсон, 1973; Гаврин, 1975; Новиков, 1979; Колосов, 1976 и др.). В них давалось новое, более правильное с биологической точки зрения толкование протекания акклиматизационного процесса, эколого-генетических преобразований, адаптивных структурных сдвигов при формировании интродуцированных популяций животных. С.С. Шварц (1959) дал, на наш взгляд, классическое определение процесса акклиматизации, А.А. Насимович (1972) показал важность соблюдения географических и экологических параметров районов отлова и расселения новых видов зверей. Процесс интродукции контролируется человеком, именно он намечает тот или иной вид к расселению, а затем производит отлов и помещает животных в новую, порой не совсем благоприятную для них среду обитания. При строгом подходе к научному и хозяйственному обоснованию необходимости акклиматизации того или иного вида, при формировании стада отловленных животных необходимого количества и структуры, при экологически правильном подборе района выпуска, организации охраны, ведении мониторинга успех создания интродуцированной популяции обеспечен. Об этом свидетельствует большой опыт удачного расселения многих видов животных, в том числе овцебыка, в нашей стране и за рубежом.

РАЙОНЫ АККЛИМАТИЗАЦИИ — ПОЛУОСТРОВ ТАЙМЫР И ОСТРОВ ВРАНГЕЛЯ

Россия располагает в Арктике обширной территорией, пригодной для интродукции овцебыка. По размерам она сравнима, пожалуй, только с арктиче-

скими районами Канады. Очередной интерес к завозу овцебыков в нашу страну возник в 1960-е годы (Егоров, 1963; Успенский, Чернявский, 1965; Успенский, 1966; Прасолов, 1973). Назывались конкретные районы выпуска — полуостров Таймыр и остров Врангеля. По ряду объективных причин их считали более перспективными для расселения овцебыка. Оба района расположены в высоких широтах и поэтому мало освоены в хозяйственном отношении. Климатические и кормовые условия вполне могли благоприятствовать ходу акклиматизации арктических животных. Важно было и то, что в обоих районах имелись научно-исследовательские и природоохранные учреждения, которые были способны осуществить этот важный эксперимент. На о. Врангеля существовал заповедник, на Таймыре, в г. Норильске — Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Крайнего Севера, где имелся большой штат зоологов и геоботаников. Географически разные районы интродукции давали возможность проследить за особенностями материковой и островной популяций. Их будущий статус позволял бы наметить дальнейший путь акклиматизационных работ с овцебыком в тундровой зоне Сибири.

На о. Врангеля, лежащем в Ледовитом океане у берегов Чукотки (70°45' — 71°30' с.ш.), обследование территории с целью выбора конкретного места выпуска овцебыков проведено задолго до завоза животных, в 1964 г. (Успенский, Чернявский, 1965). Был намечен район среднего течения р. Мамонтовая, в юго-западной предгорной части острова. На Таймыре подбор района выпуска сделан в год завоза первой партии овцебыков (Якушкин, 1975, 1979).

Интродукция овцебыка на севере Сибири стала возможна лишь в период улучшения международных отношений между США, Канадой и СССР. В 1972 г. в нашей стране побывал премьер-министр Канады П. Трюдо. Вместе с главой советского правительства А.Н. Косыгиным он посетил Норильск, и при обсуждении проблемы охраны северных экосистем была высказана давнишняя мечта российских зоологов расселить в своей стране овцебыков. П. Трюдо отнесся к этому вопросу благожелательно. В 1974 г. канадское правительство решило подарить стадо овцебыков России, это же сделало правительство США в 1975 г. (Успенский, 1975а, 1975б, 1982; Uspenski, 1984; Якушкин, 1978, 1979; Yakushkin, 1984).

В начале 1974 г. на совещании ученых и специалистов в Главприроде МСХ СССР под председательством Б.Н. Богданова было решено выпустить первую партию овцебыков на полуострове Таймыр. Ответственное мероприятие по подбору района интродукции, доставке, выпуску и развертыванию дальнейших работ поручили упомянутому выше институту в Норильске. В нем была организована лаборатория акклиматизации овцебыка. В апреле 1974 г. перед зоологами и геоботаниками института была поставлена конкретная задача: подобрать место выпуска животных в тундровой зоне Таймыра.

С этой целью в апреле 1974 г. аэровизуальным обследованием была охвачена почти вся территория Таймыра — тундровая и частично лесотундровая зоны (Щелкунова, 1975; Якушкин, 1979). Полеты на самолете Ан-2 с кратковременными посадками показали, что наиболее перспективным местом для выпуска овцебыка является район, лежащий восточнее озера Таймыр в долине р. Бикада. В июле — августе 1974 г. здесь проведены геобота-

нические и фаунистические обследования (Щелкунова, 1975). Конкретный участок выпуска был выбран в низовьях р. Бикада на широте 74°50'. Впоследствии здесь организован биологический стационар института. От пос. Хатанга район выпуска удален на 350 км, от г. Норильска — на 1000 км.

Бассейн р. Бикада, расположенный в подзонах арктических и типичных (субарктических) тундр, по своим экологическим условиям лучше подходил для акклиматизации овцебыка, обитающего в арктических районах Канады. В июле 1974 г. после поездки представителей НИИСХ Крайнего Севера В.А. Забродина и Г.Д. Якушкина в Канаду стало известно, что отлов зверей для России будет проведен на о. Банкс. Вопрос о завозе американских овцебыков в нашу страну в то время еще не был решен. Когда в начале 1975 г. выяснилось, что в Россию поступят овцебыки с о. Нунивак (штат Аляска), на совещании в Главприроде МСХ СССР решили выпустить зверей в двух районах — на о. Врангеля и полуострове Таймыр. На Таймыре дополнительных обследований по подбору нового места интродукции животных на проводилось, поскольку имевшиеся в институте материалы свидетельствовали о том, что экологической обстановки, подобной существующей на о. Нунивак, трудно подыскать не только на Таймыре, но и в других районах севера Сибири. В целях снижения экономических затрат на акклиматизационные работы было решено выпустить американских овцебыков в тот же район, где находились канадские, — долину р. Бикада. С экологической точки зрения нас удовлетворяло то, что первая группа зверей благополучно перезимовала на огороженных пастбищах.

ОТЛОВ И ДОСТАВКА ЖИВОТНЫХ

Остров Банкс — Таймыр. Первая партия овцебыков была отловлена канадскими биологами на о. Банкс, расположенном в западном секторе Канадского арктического архипелага между 71° и 74°30' с.ш. От материка остров удален на 110 км, площадь его — 64 тыс. км^2. Прибрежные части острова равнинные, центральные заняты невысоким плато. В год отлова (1974) на острове обитало около 4 тыс. животных.

По настоянию департамента сельского хозяйства Оттавы группа отловленных для России животных не должна была превышать 14 молодых особей (средний размер стада), но с двойным преобладанием количества самок. Мы просили отловить для этой группы одного взрослого самца, как доминирующую особь, на что получили согласие, однако на практике канадские биологи не смогли этого выполнить. Отлов производился в северной части о. Банкс в долине р. Томсен, в 12 км от устья и побережья моря (74°30' с.ш.). За 15 дней второй половины августа 1974 г. было отловлено 17 овцебыков в возрасте 15 мес, из них 3 погибли от передозировки иммобилизирующих веществ. Применялся наркотик, состоящий из смеси эторфина с ксилозином. Обездвиживание зверей производилось летающими шприцами из спецружья с небольшого вертолета. Отлавливали животных из разных стад, по 1–3 особи в день. Их доставляли на подвеске в капроновой сетке на базу отлова, где для них был построен прочный небольшой вольер с отсеками для временной

передержки. Звери в достатке получали сено и воду. После окончания отлова (30 августа) животных поместили в специально построенные клетки, взвесили и двумя небольшими самолетами доставили на юг острова — военный аэродром "Пирл-Харбор". Нам не разрешили ночевать в службах аэродрома, увезли в соседний поселок. Оберегать овцебыков остался биолог Б. Хьюберт, участвовавший в отлове. Утром мы не досчитались четырех животных, причем все они оказались самками. Нам объяснили, что при посадке военно-транспортного самолета "Геркулес" реактивной струей двигателей были перевернуты клетки и звери убежали. Однако из очень тесных закрытых клеток они никак не могли уйти. Мы чувствовали, что отдельные чиновники из Оттавы не желали отдавать России полноценную группу овцебыков. Протест представителя советского посольства в Монреале, куда мы прибыли только с 10 овцебыками, не смог что-то изменить, ведь это был подарок канадского правительства.

От Монреаля северным маршрутом через Исландию и Северную Европу овцебыки были доставлены в Москву, а затем в Норильск на отечественном транспортном самолете Ан-22. Необычный груз, кроме автора, сопровождали два специалиста из Канады (биолог и ветврач). Как и при перелете через всю Канаду, полет на Ан-22 проходил на высоте 6000 м, давление же в грузовом отсеке самолета поддерживалось на уровне высоты 2000 м. Длительные полеты животные перенесли удовлетворительно, в дороге им давали сено и воду. Из Норильска зверей на самолете Ан-12 доставили в аэропорт Хатанга, на 600 км восточнее. Здесь после ночевки и перегрузки на вертолет Ми-6 овцебыков перевезли в район р. Бикада, на 350 км к северу. Весь срок транспортировки животных составил 7 суток.

Остров Нунивак — север Сибири. Операция отлова второй партии овцебыков для нашей страны была осуществлена американскими биологами на о. Нунивак, расположенном в Беренговом море у берегов Аляски в пределах 60°с.ш. От материка этот небольшой остров удален на 60 км, площадь его — 4,4 тыс. км^2. Большая часть территории о. Нунивак низменная. Прибрежные участки имеют крутые берега с песчаными дюнами и богатой злаковой растительностью (Лент, 1970). Интродуцированная нунивакская популяция овцебыков занимает самый южный по широте участок обитания из всех других районов акклиматизации и распространения этого вида. На Нуниваке овцебыки обитают главным образом в прибрежной зоне, численность их в последние годы поддерживается на определенном уровне.

Отлов животных на острове для России производился в конце марта — начале апреля 1975 г. при использовании снегоходов и небольших капроновых сетей с крупной ячеей. От нашей страны в отлове и перевозке участвовали зоологи С. Успенский и В. Тархов (Успенский, 1975б). Сорок отловленных из разных стад овцебыков после соответствующей передержки на острове доставили в клетках на самолете Ан-12 через Берингов пролив на Чукотку до мыса Шмидта. Здесь партию разделили на две равные части, одну доставили на о. Врангеля, вторую отправили до Хатанги и дальше на север в район р. Бикада (середина апреля 1975 г.). Все звери имели яркие ушные метки.

Таблица 30

Возрастной и половой состав партий овцебыков, доставленных на север Сибири

Район доставки	Остров Банкс			Остров Нунивак				
	n	15 мес		n	11 мес		2 года	
		самки	самцы		самки	самцы	самки	самцы
Таймыр	10	5	5	20	9	4	6	1
Остров Врангеля	—	—	—	20	12	6	1	1
Итого	10	5	5	40	21	10	7	2

Таблица 31

Масса тела овцебыков, доставленных на север Сибири, кг

Группа овцебыков	Возраст, мес	Таймыр		Остров Врангеля	
		самки	самцы	самки	самцы
Канадская	15	110,7 (93,0–120,2)	129,7 (122,5–138,5)	—	—
Американская	11	64,3 (45,3–83,0)	81,5 (70,0–93,0)	77,3 (57,0–101,9)	85,6 (77,0–91,5)
Американская	23	117,5 (93,8–143,6)	126,0 —	133,6 —	149,5 —

Как показали последующие события на Таймыре, время и способ отлова овцебыков на о. Нунивак едва ли можно считать приемлемыми. Зверям было нанесено много травм, отдельные получили простудные заболевания и погибли даже в разгар лета. Двухлетние самки от чрезмерного стресса абортировали.

Возрастной и половой состав 50 отловленных овцебыков показан в табл. 30. Большинство животных имело возраст чуть меньше одного года. Соотношение полов в общем стаде было почти нормальным, примерно 1:2 в пользу самок. В канадской группе таймырского стада (10 особей) этот показатель был нарушен (1:1) в связи с потерей четырех самок при перевозке. В американской же группе соотношение полов оказалось наилучшим (1:3). В ней находились 6 двухлетних половозрелых самок, от которых можно было ожидать очередного приплода.

Канадские 15-месячные самки, отловленные в конце лета 1974 г., имели несколько меньшую массу, чем 2-летние американские сородичи в конце зимы. Особи 11-месячного возраста из американской группы не отличались по средней массе от сородичей такого же возраста с Аляски и Канады (Hubert, 1974), однако разброс предельных показателей массы был большим — от 45 до 102 кг (табл. 31).

Подобное наблюдалось и у 2-летних самок. Такие отклонения возможны, очевидно, при растянутости сроков гона и отела. В начале 70-х годов мы не располагали сведениями о ранней половозрелости самок овцебыка в возрасте 15–16 мес, приносящих приплод в 2 года. Зарубежные биологи указывали срок половозрелости 2 года и первого приплода 3 года (Лент, 1970; Lent, 1974; Spenser, Lensink, 1970; Hubert, 1974 и др.). По Б. Хьюберту (1974), масса 2-летних самок в Канаде равна 109 кг (n=11), 3-летних — 145,2 (n=5). В нашей группе овцебыков с о. Нунивак самые крупные самки имели массу 133,6 — 143,6 кг (см. табл. 31). После того, как 2-летние самки (4 из 6) абортировали на Таймыре в мае — июне 1975 г., мы тщательно проанализирова-

ли дневниковые записи наблюдений и пришли к выводу, что по массе, размерам тела и развалу рогов отдельные крупные американские самки должны иметь возраст 3 года (Solomakha, Yakushkin, 1985; Yakushkin, Barr, 1988). Наши уточнения в опубликованных за рубежом статьях вызвали возражения со стороны П. Лента, участвовавшего в 1975 г. в операции отлова на о. Нунивак. О своих замечаниях мы ему сообщили. Тем не менее, в приведенных выше табл. 30 и 31 возраст овцебыков приводится так, как его определили американские биологи.

Доставленные на Север Сибири канадские и американские овцебыки принадлежат к различным популяциям: аборигенной (о. Банкс) и интродуцированной (о. Нунивак). Животные этих популяций обитают на разных географических широтах, в резко отличающихся экологических условиях, что не могло не сказаться на ходе их акклиматизации в других районах с более жесткой внешней средой. Значительный отход молодых американских зверей (возраст больше года) в первый зимний сезон на о. Врангеля, как и на Таймыре, позволил Д.Н. Ковалеву (1990а) сделать вывод, что половой и возрастной состав интродуцированных животных был выбран неудачно, и структура этой группы должна быть иной, схожей со структурой среднего по размерам зимнего стада. Со своей стороны заметим, что половозрастной состав американских групп овцебыков и на о. Врангеля, и на Таймыре был оптимальным. Годовалых особей расселяют за рубежом, и если они попадают в такие экологические условия, как, например, канадские звери на Таймыре, то их сохранность в начальный период акклиматизации может достигать 100%. Ф.Б. Чернявский с соавторами (1980) предложил брать для последующих выпусков самок в возрасте около 2 лет как вполне зрелых, физически окрепших особей, менее подверженных заболеваниям. Действительно, на Таймыре 2-летние самки сохранились после первой зимовки, но надо учитывать то обстоятельство, что при отлове и перевозке животные такого возраста испытывают больший стресс, требуют дополнительных затрат по их доставке. Вот почему за рубежом, где имеется большой опыт расселения, 2-летних особей практически не используют.

ВЫПУСК ЖИВОТНЫХ

Основной целью завоза овцебыков в российскую Арктику было создание природных популяций ценного копытного вида. Ставилась задача добиться успеха в этом эксперименте, чтобы в районах интродукции животные не погибли, прижились. На Таймыре рабочей программой предусматривалось на первом этапе содержание зверей на огороженных пастбищах под покровительством человека. Это мотивировалось тем, что молодые животные, отловленные из разных стад, при выпуске их на волю могли широко разойтись по материковым тундрам и погибнуть. После достижения половой зрелости и получения первых приплодов планировался выпуск зверей в местные биоценозы. Как показал дальнейший многолетний опыт, такая стратегия оказалась правильной (Забродин, Якушкин, 1981; Соломаха, Якушкин, 1983).

Из практики расселения овцебыков хорошо известно, что животные редко закрепляются в местах выпуска, чаще покидают их. Вероятно, они находятся в стрессовом состоянии после отлова и перевозки. Звери ищут более спокойную и удобную для обитания экологическую нишу. Порой отдельные группы интродуцентов уходят на далекие расстояния. Учитывая зарубежный опыт, мы при вселении овцебыков поступили так, как это сделали в начале 30-х годов американские биологи. Они завезли стадо гренландских животных (30 голов) и поселили его в вольерах. Однако отличие нашего эксперимента заключалось в том, что звери были поселены не рядом с городом, не в лесной зоне, как это осуществлялось на Аляске (Hartley, 1956), а в обычной для них среде обитания — тундровой зоне с жесткими климатическими условиями. Здесь и проходила их первоначальная адаптация (Якушкин, 1978, 1979; Yakushkin, 1984).

На о. Врангеля после 20-дневной передержки в небольшом вольере (1,5 га) овцебыков выпустили на волю. Звери разбились на три группы (3+6+11 особей) и начали широко кочевать по острову в разных направлениях. В первые дни они уходили на расстояние до 8 км в сутки. За весну и лето они удалились от места выпуска на 150-200 км и закрепились в северной части острова — Тундре Академии (Чернявский и др., 1976, 1981).

На Таймыре первая партия молодых канадских овцебыков (10 особей) была выпущена 7 сентября 1974 г. во временный загон площадью 3 га на правобережье р. Бикада рядом со стационаром. При доставке зверей на Бикаду вертолет приземлился у временного загона, клетки перенесли внутрь ограждения, сделанного из металлической сетки. Последняя была прикрыта изнутри мешковиной, чтобы звери видели размеры загона и вели себя спокойно. Выпуск начали с самцов, как более активных и физически крепких



Рис. 16. Первая группа молодых канадских овцебыков на таймырской земле. Начало сентября 1974 г.



Рис. 17. Американская группа овцебыков после выпуска в загон. Середина апреля 1975 г. Стационар "Бикада"



Рис. 18. Канадские и американские овцебыки в момент первого знакомства через линию сетчатой изгороди. Апрель 1975 г.

животных. При выходе из клеток звери семенили ногами, приседали, отходили в сторону и чесались об изгородь. Они за долгий путь следования в тесных клетках застоялись, потеряли даже ориентацию. После того, как все звери оказались на свободе, они сгруппировались в противоположной части загона, вели себя боязливо в необычной обстановке. Во временном загоне животные находились месяц (рис. 16). Кроме подножного корма, они получали свежее сено в расчете 1–1,5 кг на особь в день. В более обширную изгородь зверей выпустили 8 октября.

Выпуск американских овцебыков (20 особей) на Бикаде состоялся на следующий год, 17 апреля 1975 г. Занесенные после двухдневной пурги клетки с животными очистили от снега, погрузили партиями на прицеп вез-

дехода и доставили с базы стационара к северной смежной части первой изгороди, где для этой группы был построен временный карантинный загон размером 18 га (рис. 17). Выпуск зверей из клеток начали с 2-летнего самца, который моментально убежал с фырканьем в противоположный конец загона. К нему присоединились 2-летние самки, тоже очень активные. Последними отпустили годовиков, у которых брали пробы крови на исследования. Они казались уставшими, ослабленными. Рев американских овцебыков услышали сородичи из соседнего загона, подскочили к смежной линии, заволновались. Сюда же ринулась американская группа. Началось обнюхивание друг друга через сетчатую изгородь. Знакомство продолжалось несколько часов (рис. 18). Наконец, животные успокоились, ушли на пастьбу. Во временном загоне американские овцебыки находились 1,5 мес, до конца мая. Как и канадские сородичи, они получали подкормку. В августе канадское стадо переместили из первой изгороди во вторую, где находились американские звери. У животных появилась возможность контактирования.

ИЗГОРОДНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ОВЦЕБЫКОВ НА ТАЙМЫРЕ

Строительство изгородей. В течение 1974–1979 гг. в долине р. Бикада было построено для двух стад овцебыков 5 загонов общей площадью 2515 га (табл. 32, рис. 19). Строительство первой изгороди началось еще до прибытия первой партии животных из Канады, в августе 1974 г. Первоначально

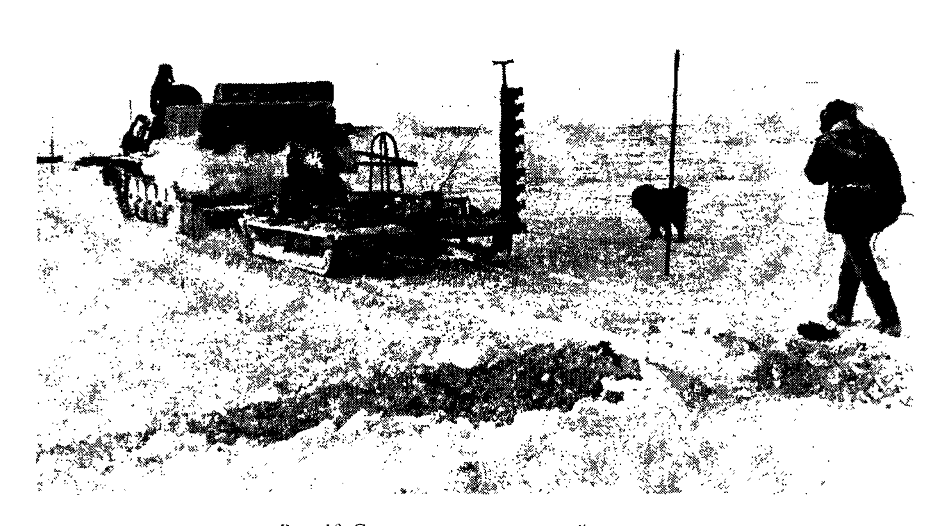


Рис. 19. Строительство очередной изгороди

Таблица 32

Площади изгородей для содержания овцебыков

Номер изгороди	Год постройки	Площадь, га	В том числе зимних пастбищ, %	Количество животных
1	1974	95	39	10 (первое стадо)
2	1975	470	25,5	30 (оба стада)
3	1976	750	Больше 30	22 (после отхода)
4	1977	600	7–10	20 (после отхода)
5	1979	600	Около 30	30 (с приплодом)

был построен временный карантинный загон, потом вокруг него соорудили первую изгородь. Она охватила прибрежные пологие склоны р. Бикада и одной стороной примыкала к базе стационара, расположенной на коренном берегу реки. Для ее постройки использовали металлические тонкие трубы, на которые натягивалась металлическая сетка с крупной ячеей. Такая изгородь задерживала зимой очень много снега, и полоса пастбищ (до 8%), примыкающая к загону, не использовалась овцебыками. При строительстве следующих изгородей сетка не применялась, а между стойками с помощью специального раскатного и натяжного станка натягивалось 7 рядов проволоки. Горизонтальные ряды переплетались вручную мягкой тонкой проволокой. Получалась очень прочная и хорошо продуваемая изгородь высотой до 2 м. Однако зимой по глубоким занесенным низинам приходилось наращивать ее. В первой изгороди 10 молодых животных находились в течение года.

С доставкой на Бикаду второй партии овцебыков с Аляски была построена в мае 1975 г. очередная изгородь. Она протянулась на запад широкой полосой (до 5 км), охватив долину базового ручья, небольшое озеро и прилегающие водораздельные тундры (рис. 20). Эта территория не отличалась высокой продуктивностью пастбищ.

Третья изгородь, построенная в начале зимы 1976 г., охватила прибрежные склоны р. Бикада ниже базы стационара. Она была самой большой по площади (750 га) с хорошими нагульными и зимними пастбищами. В ней совместно обитали канадские и американские животные, образовавшие единое стадо.

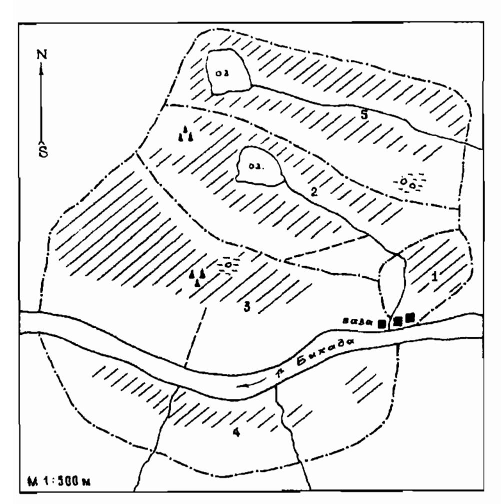


Рис. 20. Изгородное содержание овцебыков в долине р. Бикада — Нгуома (1974–1981 гг.):
1–5 номера загонов;
▨ — пастбища, используемые животными в зимние сезоны



Рис. 21. Пастбища овцебыков всех сезонов выпаса по береговым склонам и ярам низовья р. Бикада

Четвертая изгородь сооружена осенью 1977 г. по левобережью Бикады. Она замкнула по периметру все огороженные участки тундр. С наступлением зимы русло реки перегораживалось временной загородкой, весной до ледохода ее убирали. И последняя изгородь построена осенью 1979 г. Она примыкала с севера к изгороди № 2, охватывая небольшие водоемы, возвышенные и ровные участки тундры с хорошим запасом травяной растительности.

При строительстве каждой новой изгороди внутренние линии загонов убирали, поэтому к концу 1979 г. получился один большой овал с периметром 20 км. Он охватил угодья по обе стороны р. Бикада на протяжении 6 км (рис. 21). В нем были представлены многие типы тундр, характерные для всей долины Бикады. По данным В.В. Рапоты (1983), флора кормовых сосудистых растений овцебыков на огороженной территории насчитывает 73 вида. Из них 25% — основные, 45 — второстепенные и 30 — редкопоедаемые. Степень использования животными различных кормовых растений зависит от сезона выпаса.

Использование овцебыками огороженных пастбищ. Первая изгородь имела продуктивные кормовые угодья. Зимние пастбища занимали в ней 37 га, или 39% (Рапота, 1979). Первоначально эта площадь казалась нам большой, пригодной, по расчетам, для выпаса 10 овцебыков в течение двух лет. Однако практика показала, что огороженные пастбища быстро стравливаются, вытаптываются, загрязняются. После первой зимовки небольшого стада единый участок зимних пастбищ, представленный низкоивняковыми осоково-моховыми бугорковатыми тундрами, был полностью стравлен. За зимний период звери глубокими копаницами дважды переворошили толстый слой мохового покрова (до 10 см) и этот участок стал безжизненным. Летом он резко выделялся темно-коричневым пятном на общем зеленом фоне тундры. Для его восстановления

потребовались 10 лет. Геоботанические исследования огороженных пастбищ показали, что одним зверем в сутки использовалось около 0,07 га зимних пастбищ (или активной площади), причем под копаницы (кормовую площадь) — 25% (0,02 га). Исходя из этих цифр мы рассчитали, что на весь зимний сезон (240 дней) одному овцебыку-второгодку требуется 16,8 га зимних пастбищ, из них 4,8 га он использовал бы под кормовые лунки. В этом случае перевыпас исключался. Следовательно, для 10 молодых зверей требовалось 168 га зимних пастбищ, а общая площадь загона, исходя из соотношения зимних и летних кормовых угодий, должна была составить не 95, а 655 га (Рапота, 1979).

Во второй изгороди зимние пастбища занимали 25,5% (см. табл. 32). Для 30 животных (оба стада) требовалось, по расчетам, не менее 500 га зимних пастбищ, их же имелось только 120. В первый же зимний сезон они были основательно стравлены. Ощущался недостаток и летних нагульных пастбищ. Все это сказалось на физическом состоянии американских зверей. Они плохо подготовились к зимовке, не были приспособлены к добыванию скудного корма из-под плотного снежного слоя. Кормовые лунки у них были мелкие и неглубокие. Порой они кормились на более обширных и глубоких копаницах канадских сородичей. В последующие сезоны после адаптации к местному климату и кормам подобного пастбищного поведения у американских зверей не отмечалось. В 1976 — 1978 гг. единое стадо овцебыков из 21 особи, выпасавшееся в двух загонах (470 и 750 га), использовало за сутки в среднем 3,1 га. Непосредственно на кормовые лунки приходилось 25–28% данной площади. На отдельных участках после суточной пастьбы стада насчитывалось до 330 покопок. Их площади не превышали в среднем 0,4 м^2.

Территория изгороди № 3 по наличию зимних высокопродуктивных пастбищ (более 30%) наиболее интенсивно использовалась овцебыками на протяжении всех последующих лет изгородного содержания. Четвертая изгородь на левобережье Бикады включала в основном малопродуктивные пятнистые тундры. В ней отмечалась самая низкая доля зимних пастбищ. Овцебыки посещали ее обычно в начале или конце зимы. Если они все же оставались здесь на летовку, то ухитрялись уходить на волю для нагула. Пятый загон, имевший довольно продуктивные кормовые угодья, посещался овцебыками лишь в последние 2 года изгородного содержания.

С ежегодным расширением огороженных площадей для овцебыков создавались все более благоприятные условия обитания. Они получили большую возможность для передвижений, выбора богатых кормовых участков, мест отстоя и отдыха. В 1980–1981 гг., когда в загонах обитало небольшое стадо (17–22 животных), на одну особь приходилось 114–148 га общей территории. Сохранность взрослых зверей и приплода была высокой. Тем не менее, животным недоставало, по нашим наблюдениям, жизненного пространства, нагульных пастбищ, и они продолжали уходить летом на волю.

Содержание овцебыков на огороженной территории в долине Бикады продолжалось долго. Одно стадо находилось в загонах 5, другое — 6 лет. В зарубежных экспериментах по расселению мускусных быков только на Аляске завезенное в 30-х годах стадо зверей содержали в вольерах около 5 лет. Безусловно, изгородное содержание накладывает свой отпечаток на многие стороны жизни овцебыков. Поэтому справедливо замечание С.С. Шварца

(1959) о том, что нельзя термин "акклиматизация" применять без оговорок в тех случаях, если интродуценты находятся под покровительством человека (охрана, подкормка). Узким местом при изгородном содержании является недостаток активной площади (зимних и нагульных пастбищ) и видового набора кормов.

Уходы. Они были связаны в основном с дефицитом летних нагульных пастбищ. Зимой овцебыки малоподвижны, могут неделями находиться на малоснежных участках зимних пастбищ. Поэтому не было ни одного случая ухода стада на волю в этот период. В какой-то степени фактором, сдерживающим уходы, служила подкормка. С конца зимы и весной (май — июнь) подвижность животных резко возрастала. Возникала опасность ухода стада на волю по низинам, где изгороди часто заносились снегом полностью. Летом удержать стадо в загонах довольно трудно. Овцебыкам нужен интенсивный нагул, они ищут свежие продуктивные пастбища с богатым видовым набором кормов.

На первых порах изгородного содержания прослеживался несхожий характер адаптации двух групп овцебыков к местным кормам. Канадские животные, попавшие на Таймыр в аналогичную со своей родиной среду, даже в относительно небольшой изгороди (95 га) вели себя спокойно. После выпуска в загон в октябре 1974 г. они проявили исследовательское поведение: несколько раз обошли линию загородок, уяснили, что выхода нет, и успокоились, закрепились на участке зимних пастбищ. Не пытались они уйти на волю и в летний период.

Совершенно иная ситуация наблюдалась у американской группы. После помещения животных весной 1975 г. в большой загон (470 га) они повели себя неспокойно: много передвигались вдоль линии загона, пытались уйти на волю. Стимулом для ухода служила непривычная среда (неволя, бедные пастбища). Лидерами при уходе были взрослые самки. Они находили по ложбинам лазейки и оказывались на свободе. За июль — август 1975 г. почти вся группа покидала загон 5 раз, ее находили и водворяли на место. Уходы продолжались до тех пор, пока не были закрыты все возможные проходы. В последний раз 2 самые активные самки покинули загон незаметно. Их не смогли обнаружить в тундре. Разбившись поодиночке, они откочевали к югу очень далеко. Одна закрепилась на зимовку в районе оз. Портягино, в 70 км от Бикады. Ее видели там в октябре местные рыбаки. Она успешно

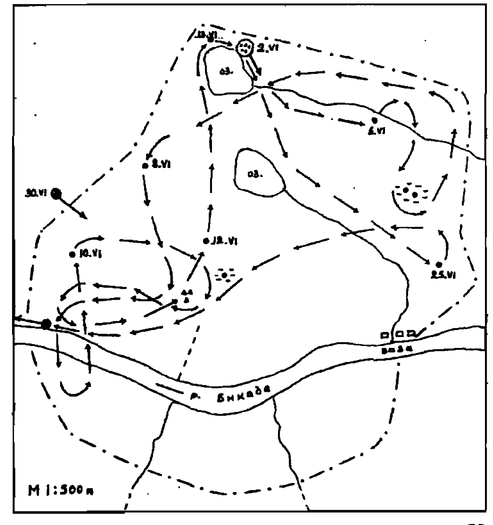


Рис. 22. Пастьба и перемещение стада овцебыков в загонах в июне 1980 г.:

 начало перемещений;

⟶ передвижение в загонах;

●⟶ уход стада;

⊗⟶ возврат стада

перезимовала, но потеря контакта со стадом вынудила ее вернуться назад. В июле 1976 г. самка появилась в долине Бикады и в районе стационара, а в сентябре подошла к загонам и была водворена к сородичам (Кацарский, Кокорев, 1978). Вторая оказалась в начале зимы 1975 г. в районе оз. Лабаз, за 340 км к юго-западу от Бикады. Там ее тоже видели рыбаки-долгане. Один из них с испугу стрелял по ней 3 раза из карабина. Самка ушла из того района, успешно перезимовала, а за летнее время ушла восточнее, в район Хатангского залива, где погибла на следующий год от неизвестных причин. Ее труп нашли оленеводы в сентябре 1977 г. (Якушкин, 1978).

Весной 1978 г. единое стадо было временно разделено нами на 2 группы, одну из которых (8 особей) оставили на летовку в левобережной изгороди № 4. Здесь ощущался дефицит нагульных пастбищ, и поэтому группа в конце лета и осенью уходила на волю более 10 раз. Ее приходилось разыскивать и возвращать. Животные удалялись от загонов на 10–15 км, находили продуктивные летние пастбища и успокаивались. Были у зверей излюбленные места, где они чаще всего закреплялись для нагула, в частности район Белых Яров по р. Нюрайтари. Однако две американские самки (взрослая и молодая) в сентябре 1978 г. уже после гона ушли к югу от Бикады на 40 км в район оз. Балдатурку. Их с трудом обнаружили при авиапоиске. С использованием вездехода самок вернули в загоны в начале октября уже по снегу. За 7 дней переходов звери изрядно устали, выдохлись, разбили до крови нижние части ног о снежный наст. На зимовку всех животных объединили в единое стадо в правобережной части загонов. В 1979 и 1980 гг. стадо уходило весной и летом неоднократно (рис. 22). Мы не всегда его возвращали, оставляли на свободе до сентября, лишь регулярно за ним следили. Осенью с установлением устойчивого снегового покрова возвращенные в загоны животные успокаивались.

Подкормка. Она выдавалась овцебыкам зимой для поддержания их физического состояния при дефиците зимних пастбищ в загонах. Регулярно, 2 раза в неделю, животным давали качественное прессованное сено, заготовленное для Норильского совхоза в низовьях Енисея, а также комбикорм и травяную муку в гранулах. Подкормку доставляли на Бикаду авиатранспортом. Выдавали ее зверям с 1975 по 1980 г. Поедали они этот корм охотно.

После выпуска канадских овцебыков в изгородь № 1 им с октября по январь корм не выкладывали. Начали давать сено только с февраля 1975 г., когда заметили стравливание зимних пастбищ. С 10 по 28 февраля корм выдавали 6 раз (через 3 дня) по 40–65 кг. Всего скормили 250 кг. В марте — апреле раскладывали 3 тюка в неделю (60–65 кг), а всего за месяц — 240–260 кг. На одну особь приходилось в день 0,8–0,9 кг сена. Это было хорошим дополнением к подножному корму. Звери имели здоровый вид, были активны. Всего за 3 зимних месяца 1975 г. 10 животным скормили около 1 т сена.

Для американских овцебыков первый зимний сезон 1975/76 г. был самым тяжелым в их жизни. Мы предполагали, что в большом загоне (470 га) их зимовка пройдет удовлетворительно, так же как у канадских сородичей в предыдущем сезоне. Но мы ошиблись. Американские звери плохо провели летний нагул. Уже в ноябре стало ясно, что они испытывают голод. Молодые особи были истощены. Пробную выкладку старого сена поедали охотно. В декабре и январе им выдавали по 300–350 кг корма, но этого было явно недостаточно.

Рис. 23. Раскладка сена в изгородях для подкормки животных в зимний период



Рис. 24. Звери на подкормке

После гибели в январе 1976 г. 3 зверей на Бикаду было доставлено свежее сено и комбикорм. Подкормку в феврале резко увеличили. За первые 10 дней 24 животным единого стада выдали 667 кг сена, 91 — комбикорма и 5,5 кг соли-лизунца. В корм добавляли витамин А. Выкладку производили почти ежедневно. На 1 особь в сутки приходилось 3,2 кг витаминного корма. Звери ощутили со стороны человека покровительство. В течение всего зимнего сезона им выдали более 6 т сена, 300 кг комбикорма и 250 кг травяной муки. Наибольшее количество корма выложили в феврале и мае.

В зимний сезон 1976/77 г. подкормку овцебыков начали с ноября и закончили в апреле. Сена скормили 6,5 т, комбикорма — 450 кг, травяной муки — 300 кг. В последующие сезоны выдачу подкормки снизили, но ее продолжали давать вплоть до весны 1979 г., когда был получен первый массовый приплод. Раскладка сена из тюков производилась пластами вблизи нахождения стада в виде кормового круга диаметром до 100 м. Получалось несколько десятков кормовых точек, позволяющих всем особям стада насытиться готовым кормом (рис. 23, 24). Качественное свежее сено животные поедали на 90–95%. Полностью поедали травяную муку в гранулах и комбикорм. Звери охотно лизали или грызли куски неочищенной соли. С выпуском стад на волю выдачу подкормки прекратили, но комки соли раскладывали по береговым ярам. Однако вскоре звери начали посещать естественные солонцы.

ПЕРВОНАЧАЛЬНАЯ АДАПТАЦИЯ К НОВЫМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

Процесс адаптации овцебыков к арктической среде при интродукции занимает довольно длительный период. Начальная адаптация характерна для первой фазы (этапа) акклиматизации, когда происходит приспособление особей к местному климату и кормам, идет жесткий индивидуальный естественный отбор. На Таймыре климат для интродуцентов оказался более суровым, а пастбища — менее продуктивными и более заснеженными по сравнению с районами отлова (Якушкин, 1979). В таймырском эксперименте новоселам пришлось привыкать еще и к изгородному обитанию.

Известно, что организм, переселенный в другую среду, хотя бы сходную, всегда испытывает глубокое потрясение (Юргенсон, 1973). По словам С.С. Шварца (1967), "действие отдельных элементов внешней среды на организм бесконечно разнообразнее и глубже, чем это можно установить простым наблюдением". При содержании овцебыков на больших огороженных площадях они подверглись, как и в свободных естественных условиях, влиянию сложного комплекса абиотических, биотических и антропогенных факторов. Суровость климата, дефицит сезонных пастбищ и их малая доступность, низкое качество корма в снежный период привели к гибели ослабленных и больных особей. Выжили те, которые были физически крепкими, здоровыми и сумели приспособиться к динамичной среде обитания.

Адаптация канадских и американских овцебыков проходила по-разному. Канадские животные, переселенные в долину Бикады на ту же широту и в аналогичную подзону тундр, попали в очень схожие с их родиной (о. Банкс) экологические условия. Поэтому процесс их адаптации проходил успешно. В первую зимовку среди особей-второгодок отхода не было. Американские животные попали на Таймыре в более суровую среду обитания, так как были переселены из субарктической тундры в арктическую, с разницей по широте 14–15° (на о. Врангеля на 10–11°). Это не могло не сказаться на успехе их выживания. И на Таймыре, и на о. Врангеля в первую зиму отмечен падеж животных, в основном молодых полуторогодовалых особей. Следует отметить, что на Таймыре среди 6 самок в возрасте 2,5 года отхода в первый год

не было. Они оказались более приспособленными к новой среде обитания, их организм лучше перенес экстремальные условия (Якушкин, 1979; Забродин, Якушкин, 1981).

Первый год существования овцебыков на Таймыре был самым трудным. Отмечались отклонения от нормы в поведении, активности, кормодобывании, репродуктивном цикле, линьке, нагуле (Соломаха, Якушкин, 1983). К примеру, канадские животные после 3–5 мес пребывания в новых условиях имели такой цикл активности: количество фаз пастьбы и отдыха было не более трех, на отдых в каждой фазе они затрачивали в декабре — феврале на 2–4 ч больше, чем на пастьбу, за сутки отдыхали в среднем 15 ч 34 мин, паслись 8 ч 26 мин, или 65 и 35% времени соответственно (Якушкин, 1981).

Американские животные в апреле 1975 г. имели в сутки двухфазный период пастьбы и трехфазный период отдыха. Очевидно, на продолжительности отдыха этого стада сказались последствия отлова и перевозки — их длительность и стрессовое состояние зверей. Животные использовали на отдых 77% времени суток, тогда как у канадских он оставался на уровне прошлого года. За редким исключением, на передвижение и стояние оба стада затрачивали меньше часа. В дальнейшем, когда образовалось единое стадо, суточный и сезонный ритм активности пришел в норму. Стабилизировались и другие жизненные процессы, они протекали так же, как у природных популяций этого вида.

Установлено, что первоначальная адаптация овцебыков к новой среде обитания длилась в течение трех лет. За это время звери стали взрослыми, масса их тела почти удвоилась, они приступили к размножению. Гибель зверей от недостаточного питания и простуд прекратилась (Якушкин, 1982).

ОТХОД ЖИВОТНЫХ

Данные о гибели интродуцированных овцебыков на Таймыре приводятся здесь лишь для периода изгородного содержания, в частности, для первых трех лет (1975–1978), когда четко фиксировались все случаи отхода зверей. За указанный период погибло от разных причин 10 особей из 30, или 33,3% (табл. 33), причем в американском стаде отход составил 7 особей. В канадском стаде потерь зверей в первый год не было. В последующие 2 года погибли от травм и стрессового состояния 1 взрослая самка и 2 взрослых самца — доминант и субдоминант. В их отходе в какой-то степени повинны люди (перегоны, преследования зверей при фотосъемках). В американском стаде первая самка в возрасте 14 мес погибла в разгар лета 1975 г. при обилии зеленого корма. У нее была травма передней конечности и хроническая бронхопневмония, полученная, видимо, при отлове. Лечение ее не спасло. Как указывает Дж. Тенер (1965), при долгом преследовании (в частности, при отлове в зимний сезон с применением снегоходов и сетей) звери быстро устают, тяжело дышат (пар из ноздрей), арктический воздух не успевает прогреться в лабиринте носовых костей, и поэтому нередко возникает бронхопневмония.

Таблица 33

Отход овцебыков за первые 3 года обитания на Таймыре

Месяц, год	Стадо	Погибло особей	Пол	Возраст	Причины
Июль 1975 г.	Американское	1	Самка	14 мес	Хроническая катарально-гнойная бронхопневмония
Январь — май 1976 г.	То же	3	Самки	1,5–2 года	Острая катаральная бронхопневмония
Январь — май 1976 г.	–"–	2	Самцы	1,5–2,5 года	Травмы
Сентябрь 1976 г.	Канадское	1	Самка	3 года	Повреждение позвоночника об изгородь и внутреннее кровотечение
Сентябрь 1977 г.	Американское	1	Самка	4 года	Уход к югу на 340 км и гибель от неизвестных причин
Июль — август 1978 г.	Канадское	2	Самцы	5 лет	Стычки и гибель от травм и стресса
Итого		10 (6 самок и 4 самца)			

Прибывшие на Таймыр другие молодые животные также имели простудные заболевания, у них отмечался кашель. Зимой они были истощены, их отлавливали, лечили. Больная особь откалывается от стада, она малоподвижна, плохо кормится, подолгу лежит и в пуржливую погоду гибнет.

В первую зиму с января по май 1976 г. в американском стаде погибло 5 зверей, а всего за первые 3 года — 7, или 35%. В канадской группе, успешно проведшей первую зимовку, отход в последующие годы (1976-1978) составил 3 особи, или 30%. После 1978 г. отход овцебыков исходного поголовья не наблюдался ни в загонах, ни на воле вплоть до 1984 г., когда начали гибнуть от болезней и простуд старые особи.

Для сравнения укажем, что при изгородном содержании мускусных быков на Аляске (1930-е годы) за первые 3 года отход составил 10 особей из 34, или 29,4% (Hartley, 1956), т.е. он также был значительным, как и на Таймыре. На о. Врангеля при обитании 20 овцебыков в естественных условиях погибло в первую зиму от бронхопневмонии 4 особи, или 20% (Чернявский и др., 1980, 1981). В течение первых 3 лет (1976–1978) отход составил 11 особей, или 55% от исходного поголовья (Казьмин, 1986; Ковалев, 1989, 1990б).

Падеж овцебыков после интродукции в новую среду обитания — закономерный процесс. Его нельзя было избежать, как не избежали его за рубежом при расселении данного вида.

ЭЛЕМЕНТЫ ПОВЕДЕНИЯ

При изгородном содержании складывались и проявлялись специфические особенности реакции животных на разнообразные формы внешних раздражителей. Они четко прослеживались при регулярных контактах с ними и многочасовых наблюдениях за их деятельностью. Первоначальные элементы социального поведения зафиксированы в момент выпуска овцебыков из кле-

ток в карантинный загон. За время продолжительной перевозки авиатранспортом звери привыкли к тесной клетке и не хотели покидать ее при открытых створках, приходилось подталкивать их. Оказавшись на воле, они вели себя осторожно, осматривались, принюхивались к запахам тундры, разминались, а потом заявили о своем присутствии трубным ревом. Голос подавали и самцы, и самки. Потом начали знакомиться, обнюхивать друг друга. Инстинкт стадности привел к объединению зверей в единую группу в первые же часы.

В канадской группе, где все 10 особей были одного возраста (15 мес), иерархическая соподчиненность установилась в первую неделю их знакомства. Вожаком-доминантом стал самый крупный, с хорошо развитыми рогами самец, выделился и субдоминант. Остальные 2 самца и 5 самок заняли более низкие ранги. В американском стаде, где были особи разного возраста, крупный 2-летний самец не стал вожаком-доминантом, видимо, по причине социальной рыхлости довольно крупной группы. Лидерство в ней захватили активные самки-двухлетки. В апреле 1975 г., когда оба стада находились в смежных загонах, они пытались соединиться, напирали на металлическую загородку, их приходилось неоднократно отпугивать. Однако одна американская взрослая самка (с ней был годовик) часами крутилась у смежной линии, где с другой стороны находился такой же неспокойный канадский самец. Вероятнее всего, самка искала свое родное стадо.

С выпуском обоих стад в единый загон в августе 1975 г. животные образовали временно 3 группы. После отхода особей в 1976–1977 гг. оставшиеся 22 объединились в единое стадо. Высший иерархический ранг в нем заняли два канадских самца, а низший — молодые американские самки.

При обитании в загонах в течение 5 лет у овцебыков создались, хотя и неустойчивые, простые условные рефлексы (новый стереотип поведения) на основе пищевого подкрепления (Якушкин, 1983а). Находясь под покровительством человека, они снизили уровень оборонительных рефлексов. Зимой при регулярных выездах на снегоходах в загоны и выкладке подкормки животные привыкали к человеку и технике. Появление людей и звук мотонарт служили сигналом к получению готового корма. При их подъезде стадо вскакивало с лежки или делало рывок с места пастьбы на 200–300 м, затем животные наблюдали за действиями людей. После раскладки сена и отъезда примерно на 100 м звери устремлялись к корму. Наблюдалась стереотипная реакция подхода и рассредоточения животных на кормовой площадке. Первым направлялся к сену спокойным шагом высокоранговый самец, за ним двигались другие звери, порой обгоняя при подходе доминанта. Однако он заходил в центр кормовой площадки и не подпускал сюда других особей. Остальные животные располагались радиально от центра кормового круга. По краям его кормились самые слабые молодые звери. Иногда взрослые самцы и самки обходили всю кормовую площадку, отгоняя молодых, потом успокаивались. После насыщения животные тут же ложились или отходили недалеко для пастьбы. В разгар полярной ночи при подъезде к стаду с включенными фарами снегоходов звери отбегали недалеко, на 50–100 м, и порой еще при раскладке начинали подходить к сену. В этот период пищевой реф-

лекс довлел над оборонительным. Выработалась эта реакция весьма быстро, после 3–4 повторений (Малыгин, Кацарский, 1978).

Весной и летом реакция овцебыков на посещение людей резко менялась. У них вновь ярко проявлялись инстинкты диких животных, они много передвигались в обширных изгородях, всегда были настороже. Подойти к ним на близкое расстояние, не используя рельеф местности, было невозможно.

При уходе стада из загонов и возвращении его реакция зверей на появление людей была стереотипной. Как только их принуждали к возврату, они брали правильное направление в сторону загородок, ибо хорошо усвоили место их нахождения. Если стадо при долгом возвращении уставало, оно уходило на отстой в ближайшее возвышенное место. Стронуть его с такой точки было очень трудно, звери занимали плотную оборону, были беспокойными, поддавали друг друга рогами. Ни шум работавших снегоходов, ни крики людей, ни выстрелы в воздух не могли сдвинуть их с места. И все же после неоднократных напоров на стадо в какой-то момент самец-доминант брал инициативу на себя. Он резко, с фырканьем, скатывался с сопки, стадо устремлялось за ним, галопом обгоняя его, и лидирующий самец оказывался позади. Теперь он своим спокойным поведением сдерживал опасность, стопорил панический бег стада.

Во время самостоятельного пересечения широкого заснеженного русла реки животные вели себя осторожно, долго крутились на береговых бровках, присматривались к тундре противоположного берега, потом спокойно пересекали реку. Лидерами здесь чаще выступали взрослые самцы, реже самки. При вынужденном перегоне через реку стадо, как правило, стопорило бег на берегу, начинало метаться, фыркать, уплотняться. Это могло длится не один час, пока лидирующая особь не брала на себя инициативу перехода заснеженного русла. Животные галопом бросались за предводителем, сперва кучно, потом растянутой лентой преодолевали опасный для них участок реки. Если в стаде были телята, они быстро отставали от ушедших вперед матерей, призывно блеяли, барахтались в разрыхленном снегу, но продолжали двигаться за стадом. Голос телят заставлял матерей стопорить бег или возвращаться и вести детенышей за собой. Отмечены и такие случаи, когда стадо под неоднократным напором людей не желало пересекать русло реки. Его оставляли в покое, звери уясняли, что от них требуют, и ночью самостоятельно уходили на противоположный берег.

За время долгого изгородного обитания у овцебыков, как и у ряда других видов копытных (Новиков, 1979), проявлялся инстинкт "хоминга", стойкая реакция на первоначальный район обитания, что благотворительно сказалось на закреплении стад в долине р. Бикада после выпуска зверей в местные биоценозы.

ДОСТИЖЕНИЕ ПОЛОВОЙ ЗРЕЛОСТИ И ПЕРВЫЕ ПРИПЛОДЫ

Обитание овцебыков на огороженной территории при явном дефиците сезонных пастбищ в начальный период вызвало задержку сроков их полового созревания. К размножению они приступили с опозданием на 2 года по

сравнению с естественными условиями. По исследованиям Дж. Тенера (1965), плохое кормление задерживает половое созревание самцов и самок как в природных популяциях, так и на фермах овцебыков.

На Таймыре к началу размножения в едином стаде было 14 самок и 8 самцов. В канадской группе 4 самки и 5 самцов достигли репродуктивного возраста в 1977 г., когда им исполнилось 4 года. У самцов к концу лета заметно обозначились на лбу, в межрожье, роговые наросты, освобожденные от шерсти. Рога еще больше удлинились, развал их стал шире, а завиток круче. В американской группе 5 молодых самок также приступили к размножению в 4-летнем возрасте в 1978 г. (Забродин, Якушкин, 1981; Якушкин, 1982, 1983б; Соломаха, Якушкин, 1983). Большинство этих самок дали первое потомство в возрасте 5 лет, в те же сроки, что и в вольерном стаде овцебыков на Аляске в 30-х годах (Hartley, 1956). Остальные 6 самок в возрасте 2 года из американской группы уже в год доставки их на Таймыр в апреле 1975 г. считались половозрелыми (Якушкин, 1978, 1983б), т.е. они приступили к размножению на своей родине очень рано, в возрасте 15–17 мес. Объяснение этому — очень благоприятные кормовые условия на о. Нунивак. Из них 4 оказались беременными. Однако потомства они не дали из-за тяжких условий переселения. Весной 1975 г. произошло абортирование. В карантинном загоне было обнаружено 4 плода массой 2910–6030 г. После первой трудной зимовки репродуктивный цикл у этих самок прервался на 2 года. В 1977 г. половая активность у них наблюдалась, но с большим опозданием — в октябре. Гон закончился для них безрезультатно (Якушкин, 1982).

В 1977 г. гон успешно прошел лишь у канадских животных, 3 самки из 4 были покрыты во второй половине августа. Беременность у них протекала нормально, отел происходил в третьей декаде апреля — первой половине мая. Среднесуточная температура воздуха в первой половине мая была равна –13,2°С (пределы –8...–19°). Хотя канадские самки дали приплод в новой среде обитания впервые, отклонений в самом акте рождения, проявлении инстинкта материнства у них не отмечено. Новорожденные телята в первые дни выжили, однако в дальнейшем взрослые особи проявили к ним явную агрессивность, вероятно, из-за пастбищной напряженности при дефиците кормов. К тому же в стаде была нарушена половозрастная структура: излишнее количество взрослых самцов, отсутствие молодых особей. Наибольшую агрессивность к телятам проявили американские взрослые самки, которые по иерархическому рангу в стаде занимали господствующее положение по отношению к канадским. В первую неделю жизни 2 теленка погибли от травм. Третий, родившийся 12 мая, выжил. Это была самочка-первенец, получившая имя Пятница (рис. 25). Ей мы уделяли особое внимание, старались пресекать агрессию взрослых. Пятница сохранилась, и через 4 года принесла потомство.

В 1978 г. произошел первый массовый гон овцебыков. В размножении приняли участие большинство 4–5-летних самок. Сроки гона были растянуты с августа до середины октября, а разгар его пришелся на середину августа — начало сентября. В последующие 2 года (1979–1980) гон проходил более интенсивно: за 15 дней второй половины августа в охоту приходило большинство самок, окончание гона отмечалось в конце сентября — начале октября (Якушкин, 1983б).



Рис. 25. Первый приплод овцебыков — единственный теленок Пятница, 1978 г.

В 1979 г. потомство принесли и канадские, и американские самки (табл. 34). Сроки отела были растянуты с 15 апреля по 25 июня. Этого не отмечалось в последующие годы. Родилось 7 самок и 4 самца. В канадской группе приплод дали 3 самки из 4, в том числе те, которые в прошедшем году потеряли телят. Мать Пятницы пропустовала. В американской группе потомство дали 8 самок из 10. Два теленка (самочки) погибли: одного не приняла мать, и мы его не сумели спасти, другой примерз к снегу последом самки. Оба детеныша находились рядом с одной самкой, живого она отгоняла, примерзшего пыталась оживить, облизывала. Не исключено, что это была двойня у американской 6-летней самки.

В 1980 г. отел длился с 23 апреля по 15 июня. Все канадские самки дали приплод, американские — 6 из 10, яловость среди них составила 40%. Отел проходил в двух стадах: одно обитало в загонах, другое — на воле. В каждом из них родилось по 5 телят, и все сохранились (см. табл. 34).

За первые 3 года репродукции родилось 24 теленка, выжило 20 (83,3%). В 1979 г. после хорошего приплода первоначальное поголовье было восстановлено (30 особей). Сформировалось хорошо адаптированное к местной среде стадо с более оптимальной структурой. В 1980 г. численность возросла до 40 особей, из них 22 находились в загонах, 18 — на воле.

Таблица 34

Результаты размножения овцебыков при изгородном содержании

Год	Канадская группа				Американская группа			
	кол-во самок	родилось телят	сохранилось		кол-во самок	родилось телят	сохранилось	
			гол	%			гол.	%
1978	4	3	1	33,3	10	0	0	0
1979	4	3	3	100,0	10	8	6	75,0
1980	4	4	4	100,0	10	6	6	100,0
Итого	4	10	8	80,0	10	14	12	85,7

Следует отметить, что в 1979–1980 гг., как и в последующие годы, было получено гибридное потомство, поскольку канадские и американские овцебыки принадлежали к разным популяциям (аборигенной и интродуцированной), обитавшим в разных географических районах и подзонах тундр. Они различались по степени гетерозиготности. По мнению С.С. Шварца (1977), межпопуляционная гибридизация повышает эволюционную пластичность и приспособительные возможности вида. Добавим, что гибридизация повысила генетическое разнообразие создаваемой популяции овцебыка и снизила до минимума проявления инбридинга.

Итоговая оценка изгородного содержания. Таймырский эксперимент по содержанию овцебыков на огороженных пастбищах имеет и положительные, и отрицательные стороны. Положительные: был удачно подобран район интродукции животных в материковых тундрах Таймыра (долина р. Бикада стала центром ареала сформировавшейся популяции); в течение 5-летнего изгородного содержания овцебыков образовалось единое жизнеспособное стадо с крепкими социальными связями и иерархическим типом взаимоотношений; содержание животных под покровительством человека способствовало дальнейшему процессу их адаптации к естественной среде; изгородное содержание не вызвало существенных отклонений в поведении овцебыков; свойственные данному виду инстинкты не были утеряны, о чем свидетельствует успешная зимовка стад, выпущенных на волю; в период изгородного обитания были получены первые приплоды, что привело к восстановлению исходного поголовья и дальнейшему его росту. Отрицательные: период изгородного содержания овцебыков слишком затянулся, что вызвало дополнительные экономические затраты; овцебыков можно было выпустить на волю после 3-летнего периода содержания, когда закончилась первоначальная адаптация к новой среде; дефицит пастбищ всех сезонов выпаса привел к внутригрупповой конкуренции за корм, агрессивности, стычкам и гибели отдельных особей; нехватка активной площади выпаса и видового разнообразия кормов обусловила замедленное половое созревание самок, их запоздалое физическое развитие.

В целом период изгородного содержания овцебыков позволил сохранить жизнеспособный костяк исходного стада и при неуклонном росте численности относительно быстро сформировать природную популяцию. В случае расселения этого вида в пределах Таймырского полуострова содержание животных в загонах не обязательно, ибо они хорошо адаптировались к местным климату и кормам. При выпуске молодых овцебыков в другие арктические районы России желательна передержка их в загонах в течение 1–2 лет с целью достижения ими половозрелости и образования социально стабильного стада. За рубежом практикуют выпуск партий годовалых мускусных быков сразу в естественные условия, хотя гибель и уходы от мест интродукции значительны (Reynolds, Ross, 1984; Le Henaff, Crete, 1989).

ВЫПУСК ЗВЕРЕЙ НА ВОЛЮ

После получения в 1979 г. хорошего приплода и восстановления исходного поголовья встал вопрос о выпуске одной группы овцебыков в естественные

условия. Содержать всех животных в загонах стало экологически нецелесообразно. В начале августа 1979 г. стадо, выпасавшееся на левобережье р. Бикада, в очередной раз покинуло загон. В это время начался гон, и стадо разбилось на две группы. Их возглавили гаремные самцы. Остальные быки (3 особи) выпасались отдельно, широко кочевали. Группы не ушли далеко в тундру, закрепились в 8–10 км юго-восточнее базы стационара по береговым склонам р. Нюрайтари. Здесь имелись хорошие нагульные пастбища.

В начале октября, уже по снегу, обе группы животных были обнаружены с самолета Ан-2. Одну из них в количестве 17 голов вернули на снегоходах в загоны на правобережную часть Бикады, вторую же пока оставили на воле, но подогнали ближе к реке. В этой группе было 11 особей. 7 октября животных попытались перегнать с левого на правый берег Бикады выше базы стационара. В этом месте имелись продуктивные прибрежные пастбища всех сезонов. Стадо подогнали к берегу реки, поперек русла по льду положили дорожку из сена, чтобы привлечь зверей и они меньше скользили. Пугнули животных, но они сразу не пошли на лед, заволновались, зафыркали. Потом запах корма привлек их внимание, звери стронулись с места, зашли на лед по кормовой дорожке. Заскользили, начали жаться друг к другу. На середине реки, где дорожка закончилась, животные растерялись. Назад вернуться им не дали, и они, преодолевая страх, выскочили на противоположный берег. Пришли к прибрежному озеру, некогда вытекшему и заросшему травяной растительностью, легли на отдых. В этот же день вечером из загонов были угнаны в сторону этого стада 2 самца, которые с ним соединились. Таким образом, на правом северном берегу Бикады оказалось удачно скомплектованное стадо, которое по количеству и структуре соответствовало плану выпуска. В нем находилось 3 самца, 7 самок и 3 теленка. Один из самцов принадлежал к канадской группе, два — к американской. Доминантом стада был один из американских самцов. Из самок 6 было американских и 1 канадская.

На зимовку это стадо (№ 1) ушло вверх по Бикаде в район береговых яров старого русла реки в 10 км к северо-востоку от базы стационара. В течение зимы за стадом следили: посещали на снегоходах и изредка делали облеты на самолете Ан-2. За зимний сезон стадо дважды появлялось в районе стационара, приближалось к загонам и вновь уходило на прежнее место. Здесь в течение всей зимы пологие склоны полигональной тундры, примыкающие к ярам, имели продуктивные и малоснежные зимние пастбища. В конце мая 1980 г. стадо начало передвигаться вдоль яров в северном направлении и за несколько дней ушло примерно на 10 км в район р. Июньская (рис. 26). Впереди лежали горы Бырранга, и именно туда стремились звери. Однако их дальнейшие кочевки приостановило весеннее половодье. При авиаоблете 11 и 19 июня стадо встретили почти на прежнем месте, а 27 июня оно появилось в районе стационара. За 8 дней животные проделали большой путь, преодолевая в верховьях все встретившиеся на их пути бурные ручьи. Вели стадо самцы. К началу лета животные закрепились на вытекшем озере, где на бровках появилась первая зелень. В этом районе стадо обитало до осени 1980 г. Появилась возможность наблюдать за животными обеих стад — вольного и в загонах.

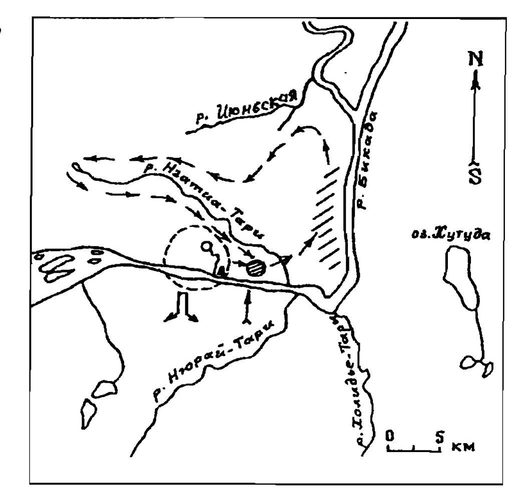


Рис. 26. Район обитания первого стада овцебыков на воле с июля 1979 г. по август 1980 г.:

- разделение стада на две части, июль 1979 г.;
- перегон одного стада через р. Бикада, октябрь 1979 г.;
- зимовка стада на воле в сезон 1979/80 г.;
- весенне-летние кочевки в 1980 г.;
- вытекшее озеро;
- загоны;
- база стационара

Эксперимент по выпуску первого стада на свободу показал, что оно в течение года не разбилось на группы, не ушло дальше 20 км от прежних мест обитания, чаще выпасалось в 4–10 км от загонов и стационара. Волки его не тронули. Следующую зиму стадо провело в основном в предгорьях Бырранга в 40–50 км к северо-востоку от стационара, однако весной вновь вернулось в долину Бикады на более богатые нагульные пастбища. В 1981 г. в стаде родилось 11 телят (Якушкин, 1982; Соломаха, Якушкин, 1983).

Второе стадо (27 особей) выпустили в местные биоценозы в начале лета 1981 г. Это стадо также не разбилось на группы и не откочевало дальше 10 км от загонов. Первую зимовку оно провело в районе Белых Яров по р. Нюрайтари. В 1981 г. в нем родилось 5 телят. Общая численность овцебыков достигла 51 особи (Алабугин и др., 1984; Якушкин и др., 1986). В последующие годы оба стада регулярно появлялись в районе стационара, заходили на территорию разгороженных загонов. После выработки устойчивого условного рефлекса животных тянуло в места первоначального обитания, где они выросли, достигли половозрелости и дали первое потомство.

Глава IV

ФОРМИРОВАНИЕ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

По нашим оценкам (Якушкин и др., 1986; Yakushkin, Barr, 1988), формирование популяции овцебыка на Таймыре началось после трех лет нахождения животных в естественных условиях, когда численность их возросла до нескольких десятков особей, они заняли определенную территорию, и на них начал воздействовать весь комплекс внешних факторов. Формирование продолжалось не менее 10 лет. Безусловно, на первоначальный этап данного процесса положительно повлиял 5-летний период изгородного содержания животных, прошедших хорошую адаптацию к местным экологическим условиям. С увеличением численности и освоением жизненного пространства группировка овцебыков проявила себя как единая целостная система. Между стадами происходил обмен генетической информацией, они контактировали, временно объединялись в единое скопление, при выпасе и передвижениях перемешивались, потом разъединялись в новом составе. К моменту гона их могли возглавить другие самцы-производители. Естественно, это повышало генетическое разнообразие и экологическую пластичность популяции, снижало до минимума близкородственное скрещивание. Была отмечена высокая выживаемость молодняка. Стада, группы, одиночки довольно быстро освоили экологическую нишу, ареал их ежегодно расширялся. Возникла характерная для природной популяции данного вида пространственная, демографическая и социальная структура. Продолжалась адаптация зверей к новым районам обитания, действовал стабилизирующий отбор. Установились естественные связи “хищник — жертва”, конкурентные трофические отношения. Постепенно формировались биологические закономерности, характерные для популяции вида (Якушкин и др., 1986).

ЗАКРЕПЛЕНИЕ СТАД В БАССЕЙНЕ РЕКИ БИКАДА — НГУОМА

Особую роль в становлении популяции овцебыка сыграл первоначальный период ее формирования (1982–1985 гг.). Освоение животными бассейна Бикады площадью около 1 млн га шло постепенно и осторожно. В первые годы стада не выходили за пределы долины реки. Соседние тундры были для них незнакомы, их обширность вызывала растерянность, боязнь. В долине же они были не раз во время уходов из загонов.

В 1982 г., после окончания зимовки, из двух довольно крупных стад образовалось весной третье, а летом — четвертое стадо (табл. 35). В июне после отела

Таблица 35

Основные экологические параметры популяции овцебыка на первом этапе формирования

Год	Количество стад			Размер скоплений, особей	Общая численность, особей	Ареал стад, тыс. га		Плотность, особей на 1000 га	
	зима	весна	лето			зима	лето	зима	лето
1982	2	3	3–4	40–62	66	60	60	0,83	1,1
1983	3	3	3–5	60–78	83	100	100	0,63	0,8
1984	2–3	3–4	4	79	104	85	145	0,94	0,67
1985	2	4–5	7–8	—	134	120	160	0,81	0,78

и летом перед гоном стада на несколько дней объединялись в единую группировку численностью 62 особи. За исключением 4 одиночных самцов, она представляла все поголовье формируемой популяции. Зимой и летом 1982 г. микропопуляция занимала небольшой ареал, примерно треть территории долины Бикады. Плотность на 1000 га была незначительной.

На зимовку сезона 1982/83 г. три стада закрепились в низовьях Бикады, одно — южнее по р. Нюрайтари, два — севернее по р. Июньская и предгорьям Бырранга (рис. 27). Их ареал значительно расширился и составил 100 тыс. га (см. табл. 35). Весной 1983 г. все три стада находились в районе р. Июньская на малоснежных продуктивных пастбищах. В начале июня они на несколько дней объединились (60 особей), в конце июня произошло второе объединение (78 особей, или 94% всего поголовья). Через 6 дней группировка распалась на 3 стада, которые начали кочевать к югу до р. Бикада. В течение лета в долине реки обитало от 3 до 5 стад. Вне их бродили по тундре до десятка одиночных взрослых самцов. Они составляли 12% от общей численности.

К зимнему сезону 1983/84 г. после осеннего объединения трех стад на нагульных пастбищах вытекшего озера образовалось лишь 2 крупных стада (40 и 37 особей), к маю их было 3. Одно стадо зимовало в районе базы стационара, второе — по р. Июньская. Весной 1984 г. наблюдалось 3–4 стада. После отела в начале июля 2 крупных

Рис. 27. Зимние ареалы популяции овцебыка в начальный период ее формирования:

–––– ареал стад в 1982 г.;

–·–·– ареал стад в 1985 г.;

——→ направление дальних кочевок стад летом 1985 г.

стада образовали группировку в 79 особей (76% всего поголовья). По литературным источникам, такое явление, как весенние скопления, не отмечено среди других интродуцированных популяций. Оно проявлялось лишь в начальный период формирования популяции, когда количество стад было незначительным, стада занимали относительно небольшой район обитания, и были еще не утеряны социальные связи периода изгородного содержания. Вероятно, врожденный инстинкт заставлял животных поступать целенаправленно, идти на контакт и перегруппировку стад во избежание явления инбридинга. В последующие годы контактирование стад и обмен особями происходили регулярно только летом перед гоном. Вплоть до 1984 г. стада не выходили за пределы долины Бикады. Летом одно стадо откочевало на запад по северному побережью заливов Ямунера и Ямубайкура, но к концу августа вернулось в долину. Взрослые же самцы вне стад (группы, пары, одиночки) начали кочевать широко. Они освоили не только бассейн Бикады, но и вышли за его пределы. Некоторые из них возвращались в долину реки к началу гона, другие же ушли в разных направлениях на сотни километров и навсегда потеряли контакт со стадами.

ДАЛЬНЕЙШЕЕ ОСВОЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НИШИ

Очень интересная ситуация в формируемой популяции сложилась в 1985 г. К зимнему сезону 1984/85 г. из 4 летних стад образовалось только 2, одно из них насчитывало 65 особей. До этого времени таких крупных зимних стад не отмечалось. Подобное явление косвенно подтверждало, что в районе Бикады имеются участки высокопродуктивных зимних пастбищ (южный макросклон Бырранга), позволяющие успешно зимовать крупному стаду. К весне 1985 г. образовались 4–5 стад, а летом их количество увеличилось до 7–9 при численности популяции 130–135 особей (см. табл. 35). Стада освоили практически всю долину Бикады, однако плотность оставалась низкой — 0,78 особей на 1000 га.

Летом 1985 г. произошел всплеск эмиграции стад. Впервые на летовку осталось крупное стадо (32 особи) южнее низовьев Бикады. Впоследствии это стадо разбилось на два, одно из них ушло к подножьям каменистой гряды Киряка-Тас. Туда же откочевали 2 группы самцов (4+3 особи). Произошла откочевка отдельных стад и на север, за горы Бырранга, в подзону арктических тундр (Якушкин, 1989). Стимулом к далеким миграциям послужили очень благоприятные погодные условия: при ранней весне и теплой осени летний период значительно удлинился. Одно стадо (10–12 особей) появилось в июле 1985 г. в низовьях р. Траутфеттер — правого крупного притока р. Нижняя Таймыра. Это в 200 км к северо-западу от низовьев Бикады. По нашим предположениям, стадо начало передвигаться из долины Бикады сначала на запад вдоль залива Ямунера и Ямубайкура до устья р. Северная (видимо, это стадо было здесь летом 1984 г.). По глубокой долине реки стадо перевалило каменистый водораздел и оказалось в верховьях р. Траутфеттер. По ним оно спустилось в широкую пологую долину с хорошими пастбищами. В низовьях этой реки с 1984 г. уже обитал взрослый бык. Не исключено,

что его миграционный путь повторило стадо. В последующие годы в долине р. Траутфеттер было зарегистрировано уже не одно стадо и не один одиночный бык.

Еще 2 стада по 10–15 особей откочевали к северу за горы Бырранга по р. Нюнькаракутари — основному притоку Бикады. Их обнаружили пилоты Хатангского авиаотряда в июне 1986 г. по р. Барковая, притоку р. Ленинградская. В этом районе стада провели зимовку. В июле 1986 г. одно из этих стад мы обнаружили с самолета несколько севернее, на П-образном изгибе р. Ленинградская, где пойма отливала зеленью трав. В нем было 19 особей, в том числе 5 телят. Следовательно, летом 1985 г. оно состояло из 14 особей, среди них были 3 самца (1 взрослый и 2 молодых), 5 самок, годовики и телята. Другое стадо после первой зимовки на р. Барковая, видимо, ушло по долине р. Ленинградская вниз, вплоть до бухты Гафнер-Фиорд, где и было потом обнаружено. Там же встречены и одиночные самцы. Это в 200 км по прямой от низовьев Бикады.

Вряд ли можно считать случайным совпадением, но 1985 г. оказался благоприятным для широкой эмиграции стад овцебыков и на северо-востоке Аляски. Было зафиксировано, что одно стадо численностью 24 особи откочевало далеко с территории арктического заповедника диких животных на Аляске к юго-востоку и оказалось на территории национального парка Ivvavik северо-западной части Канады. Раньше стада здесь появились кочующие самцы. К 1993 г. на территории парка сформировалась обособленная субпопуляция овцебыка (как и на Таймыре) численностью 150 особей (Smits et al., 1995). По-видимому, при расширении ареала сформированных материковых популяций овцебыка существует общая закономерность в освоении экологической ниши.

На Таймыре летом и осенью 1984–1985 гг. отмечена самая дальняя миграция холостых самцов в разных направлениях. Они появились в следующих тундровых районах Таймыра: среднее течение р. Пясина (600 км к западу от Бикады); низовье р. Верхняя Таймыра и устье р. Малая Логата (260–300 км к юго-западу); оз. Лабаз и низовье р. Новая (300–340 км к югу); устье р. Нижняя Таймыра и низовье р. Шренк (240–260 км к северо-западу); бухта М. Прончищевой и побережье Хатангского залива (150 км к востоку и юго-востоку), а также во многих других точках Таймыра. Самое интересное сообщение поступило в 1985 г. с мыса Челюскин. Работники полярной обсерватории встретили в августе в окрестностях мыса двух овцебыков. Они пришли, вероятно, с запада, от низовий р. Нижняя Таймыра. Вдоль побережья Карского моря быки проделали путь в 300 км и попали в зону полярных пустынь. Из этого безжизненного района они ушли южнее, но уже вдоль побережья моря Лаптевых и оказались в районе бухты М. Прончищевой. Следует отметить, что у самцов данного вида сильно развит инстинкт к кочевкам, бродяжничеству, исследованию неосвоенных территорий. Бескрайние тундровые просторы Таймыра позволяют им совершать маршруты в сотни километров.

Таким образом, к концу лета — началу осени 1985 г. ареал стад овцебыков резко расширился — со 160 тыс. га в начале лета до 2,1 млн га к началу осени. При численности популяции более 130 особей (62 самца и 70 самок) в

ареале размещалось 9 стад, из них 6 в бассейне Бикады и 3 — за его пределами. До 15–18 кочующих самцов находились в отдаленных районах и значительно меньше — в бассейне Бикады. Самые дальние кочевки совершили наиболее активные взрослые быки.

После 1985 г. расширение ареала популяции продолжалось. Ко времени завершения периода ее формирования образовались три микро- или субпопуляции в разных подзонах тундр (подробнее см. главу VII). Популяция отличалась довольно динамичной пространственной и социально-демографической структурой. Стада имели хорошие репродуктивные возможности, были мобильны и продолжали осваивать новые районы тундр.

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНОВ ОБИТАНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

Территория, на которой за последнее десятилетие (1985–1995) расселилась таймырская популяция овцебыка, включает в себя северо-восточную часть полуострова Таймыр в пределах водосборных бассейнов рек Бикада, Траутфеттер, Нижняя Таймыра, Ленинградская, Большая Балахня и озера Таймыр, составляющих площадь порядка 15 млн га. Природные условия этой части Таймыра разнообразны по геологическому строению, рельефу, гидрографической сети, климату, растительному покрову. В целом они благоприятствовали ходу акклиматизации овцебыка (Якушкин, 1979, 1992, 1996).

Геологическое строение и рельеф. Анализ картографических материалов позволил выделить 3 контура, которые соответствуют территориям с различным типом рельефа и геологическим возрастом. Первый представлен горной складчатой системой Бырранга, сложенной коренными породами (сланцами и алевритами) пермского и триасового возраста, лишенными рыхлого чехла. По каменистым сглаженным грядам, водоразделам — следы бороздчатой штриховки от многолетней деятельности, видимо, былых ледников и водных микропотоков. Хребет Бырранга занимает в широтном направлении центральную полосу северо-восточного Таймыра в пределах 75–76° с.ш. В предгорных частях абсолютные высоты колеблются от 300 до 500 м над уровнем моря, в основной части хребта — до 700–900 (максимум 1146). Имеются участки покровного оледенения (ледник Неожиданный). Горы глубоко пронизаны многочисленными долинами — депрессиями с плоскими полигональными днищами и террасовидными склонами. В бесснежный период они используются как пастбища и как пути миграций дикого северного оленя и овцебыка.

Второй контур охватывает территорию к северу от хребта Бырранга в пределах 76–77° с.ш. Он объединяет изолированные от остальной горной цепи каменистые гряды и останцы (высота 250–350 м), а также равнинные ландшафты трех типов: холмисто-увалистые водно-ледниковые равнины (высота 180–200 м), аллювиальные долины крупных рек (Ленинградская, Траутфеттер и др.) и приморские равнины с широкой сетью полигонов и байджарахов (высота 40–50 м и меньше). Эти равнины пригодны для постоянного обитания овцебыков.

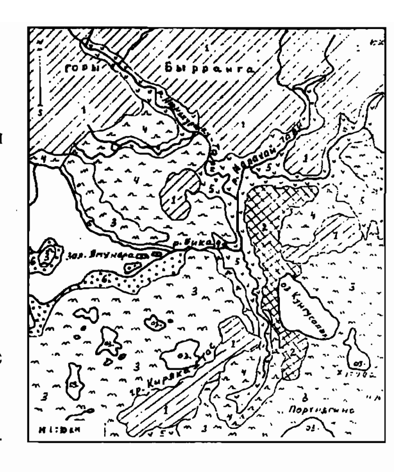


Рис. 28. Ландшафтная карта-схема территории бассейна реки Бикада:

1 — горные ландшафты;

2 — конечно-моренные гряды;

3 — водно-ледниковая холмисто-увалистая равнина;

4 — водно-ледниковая холмисто-волнистая равнина;

5 — аллювиальные равнины долин крупных рек с комплексными болотами;

6 — озерная терраса озера Таймыр

Третий контур занимает южную часть рассматриваемой территории в границах 73–75° с.ш. и представляет собой в геологическом отношении аккумулятивную равнину, резко переходящую от гор к основной части Северо-Сибирской (Таймырской) низменности. Он охватывает бассейн р. Бикада и оз. Таймыр с его котловиной, к югу простирается до широты долины р. Большая Балахня (рис. 28). Долина Бикады представлена полого-холмистой равниной с абсолютными высотами до 150 м, отличается богатством форм макро-, мезо- и нанорельефа. Коренные породы перекрыты рыхлым чехлом ледниковых и морских отложений верхнего плейстоцена. Долина занимает северо-восточную впадину Таймырской низменности, идущей вдоль южных предгорий Бырранга (Макеев, 1970). Ее поверхность повсеместно наклонена к югу. Такое выгодное положение в мегарельефе создает благоприятные условия для развития растительности (Рапота, 1983). Современный облик долины Бикады, как и всей Таймырской низменности, целиком создан последним в Сибири Сартанским оледенением (26–12 тыс. лет назад). Рельеф сильно расчленен. Холмы и платообразные поверхности чередуются с долинами небольших рек и ручьев, склоны прорезаны оврагами. На вершинах и склонах холмов обычны камовые образования, сложенные валунно-галечными моренными отложениями, обильны отдельные крупные валуны. По береговым склонам отмечаются оползни.

В пределах бассейна Бикады расположены изолированные (сланцевые) гряды Киряка-Тас и Тулай-Киряка с абсолютными высотами до 600 м. Они ограничивают долину Бикады с юга и востока. Западнее гряды Киряка-Тас расположена озерная котловина, а южнее — пологая возвышенность Дасха-Гербей. Территория этого контура является основным районом обитания стад овцебыков. В границах трех контуров Е.Б. Поспеловой (материал 1990 г.) составлена ландшафтно-геоботаническая карта масштаба 1:1000000, где выделено 10 типов горных и равнинных ландшафтов. Нами приводится ландшафтная карта третьего равнинного контура с 6 типами ландшафтов (см. рис. 28). С положением в рельефе связаны такие важные факторы, как перераспределение снежного покрова зимой и защищенность от гнуса летом,

состав растительности и характер пастбищных угодий, условия выпаса и передвижения животных.

Гидрографическая сеть. Современная гидросеть сформировалась во время отступления Сартанского оледенения в начале голоцена (10–12 тыс. лет назад). Она представлена рядом крупных рек и озер, перечисленных выше. Озеро Таймыр — самый крупный пресноводный водоем на севере Сибири, оно вытянуто с запада на восток на 200 км, мелководно, имеет крупные заливы. Один из них — Ямунера — расположен с восточной стороны, куда впадает р. Бикада. Крупные озера Таймыр, Кунгусалах, Портнягино сформировались в результате тектонических процессов и термокарста в период отступления покровных ледников.

Бассейн р. Бикада, как основной район обитания овцебыков, представлен одноименной рекой с крупными притоками. В верховьях при выходе из гор двух рукавов реки (Малахайтари и Нюнькаракутари) Бикада широкая, сильно меандрирует. В нижнем течении при повороте на запад она резко сужается, прорезая мощные покровы песчано-галечных ледниковых отложений. Здесь к пойме примыкают крутые коренные берега (яры). Вытаивание жильных льдов на хорошо дренированных склонах приводит к образованию байджарахов. Террасы рек имеют как аккумулятивные, так и цокольные образования. Строение аллювия пойм и террас меняется в зависимости от гидрологического режима рек и характера размыва ими отложений. На дне гляциодепрессии аллювий представлен песками, алевритами, суглинками, илами, а на участках размыва ледниковых отложений — крупной галькой и валунами.

Водораздельные пространства изобилуют озерами, большая часть которых имеет ледниковое происхождение. Почти все озера питают ручьи и речки, входящие в бассейн Бикады и оз. Таймыр. К высоким гребням озерных берегов приурочены моренные озовые и камовые образования. Обширная озерная котловина расположена между южным побережьем оз. Таймыр и западным подножием гряды Киряка-Тас. Она состоит из множества мелких и более крупных озер (Балдатурку, Русанова, Силюетурку), связанных между собой заболоченными протоками. В целом гидросеть северо-востока Таймыра очень богата. Русла крупных рек (Нижняя Таймыра, Траутфеттер, Ленинградская, Бикада, Большая Балахня) и северное побережье оз. Таймыр служат путями кочевок овцебыков и диких северных оленей.

Климат. Из всего комплекса абиотических и биотических факторов среды важнейшими для популяций овцебыка являются климатические и пищевые (Gray, 1990; Gunn, 1990; Thing, 1990). Погодные условия в высокой Арктике влияют на многие стороны жизни овцебыков. Эти животные не могут существовать во влажном климате с мягкой зимой и глубокоснежьем, оттепелями и гололедом. Даже в местах обитания аборигенных популяций этого вида, в частности в Восточной Гренландии с ее влажным морским климатом, наблюдается большая гибель животных (Andersen, 1958; Vibe, 1958). В сухом континентальном климате в сочетании с малоснежьем и наличием доступных кормов для животных создается зона экологического оптимума (Новиков, 1979).

Территория северо-восточного Таймыра относится к сибирскому климатическому поясу (Прик, 1970), характеризуется наибольшей континентальностью климата с очень высоким баллом жесткости погоды. Климатические

Таблица 36

Основные природно-климатические показатели районов обитания популяции овцебыка

Показатели	Мыс Челюскин	Устье р. Нижняя Таймыра	Озеро Таймыр	Бухта Марии Прончищевой
Расположение метеостанций*	Север	Северо-запад	Запад	Восток
Координаты (с.ш.)	77°43'	76°15'	74°37'	75°18'
Температура воздуха, °С				
годовая	–15,1	–15,1	–14,6	–14,8
января	–31,1	–31,8	–31,1	–32,7
июля	0,8	3,0	4,0	2,6
Число дней со снежным покровом	300	290	275	280
Число дней без мороза	25	60	70	60
Годовое количество осадков, мм	200	290–295	275–280	200–225
В т. ч. в снежный период	—	113	120	79
Высота снега в мае, см	30	35–40	40–50	19–20
Количество видов сосудистых растений	57	102	193	96

* По отношению к району р. Бикада.

условия складываются под преобладающим влиянием холодных масс арктического воздуха и континентального воздуха умеренных широт Азиатского материка. Для них характерны низкие годовые температуры воздуха, сильные ветры, пурга, низкая облачность, туманы, отсутствие зимних оттепелей и гололедов. Судя по обобщающим сводкам климата Сибири, в последние два десятилетия климат на Таймыре стал неустойчивым, наметилась тенденция к потеплению. Постепенно тают покровные ледники на арктических островах, в частности на Северной Земле, в горах Бырранга. В тундрах отмечено увеличение высоты снежного покрова, что приводит к удлинению сроков его схода, задержке вегетации растительности.

Учитывая то обстоятельство, что ареал сформированной популяции овцебыка резко расширился, мы приводим краткую характеристику климата не только бассейна р. Бикада, а всей северо-восточной части Таймыра. Полярные метеостанции, указанные в табл. 36, расположены с трех сторон ареала популяции: с севера, запада и востока. На юге также есть метеостанция (пос. Хатанга), но она находится в полосе северных редколесий, и потому ее показатели не характерны для тундровой зоны.

Климат северо-востока Таймыра, как, впрочем, и всего полуострова, характеризуется низкими годовыми температурами воздуха, что обусловлено очень холодной продолжительной зимой и коротким прохладным летом. Наблюдается многократное превышение суммы отрицательных температур (ниже 0° С) над суммой положительных (более 5°С). Для метеостанции "Озеро Таймыр", что ближе всего к району Бикады, они равны соответственно –5747 и +383°С. Изотерма января ниже –30° С, июля — +1... 4°С. Годовое количество осадков возрастает к югу от побережья полярных морей и достигает максимума в горах Бырранга (450–500 мм). Наибольшей высоты снежный покров достигает в мае (рис. 29, табл. 37), и для овцебыков наступает критический период. Животные за зиму значительно истощаются, а корма становятся труднодоступными. Продолжительность теплого периода, количество видов сосудистых растений, а следовательно, и обилие кормов

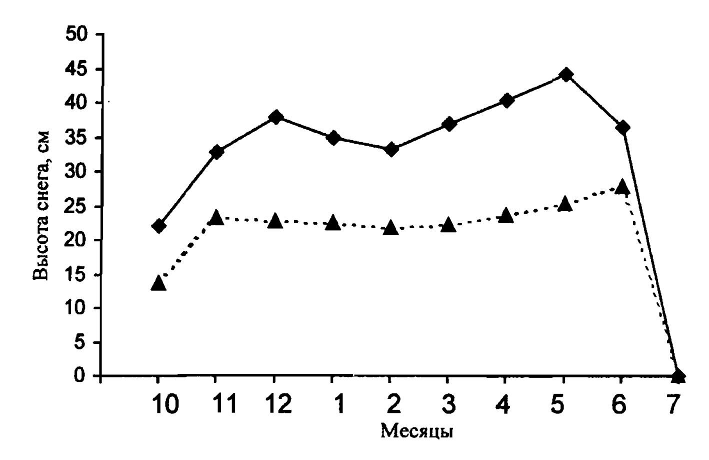


Рис. 29. Распределение высоты снежного покрова в тундре по месяцам сезона 1976/77 г., стационар "Бикада":

—◆— высота снега по профилю измерений; ···▲··· высота снега на пастбищах

также резко возрастают с севера на юг. По природно-климатическим условиям данный район Таймыра схож с северо-востоком Гренландии, арктическим побережьем Канады и Аляски. Однако там выпадает снега значительно меньше, и доступность зимних пастбищ выше.

Благоприятные природно-климатические условия для популяции овцебыка складываются в тундрах, лежащих на широте оз. Таймыр и долины р. Бикада (74–75° с.ш.). В долине климат даже несколько мягче, теплее, ибо она защищена с севера от арктических ветров самой высокогорной частью Бырранга. Летом предгорная полоса долины хорошо прогревается. К примеру, в 1990 г. средняя температура воздуха поднялась с 4°С в июле до 7,8°С в августе. Это способствовало хорошей вегетации растительности.

Таблица 37

Высота снега в мае в районе стационара "Бикада"

Год	Длина профиля, м	Количество измерений	Средняя высота снега, см
1975	1650	35	41,0
1976	1920	118	56,9
1977	1780	63	44,2
1989	1200	38	51,4
1990	1200	41	40,0
1991	1200	62	28,7

Зима в районе Бикады суровая, в отдельные годы — снежная, длится 8–8,5 мес (октябрь — май). Самый холодный период охватывает 4 мес (декабрь — март) при средней температуре –33°С и абсолютном минимуме –57°С. Это самый трудный период в жизни овцебыков, он совпадает с полярной ночью, которая длится на широте Бикады 100 дней. Преобладают ветры северо-восточного и западного направлений. Скорость их зимой достигает 25–30, среднегодовая — 6 м/с. Это обусловливает перераспределение снежного покрова и концентрацию снега в оврагах и на береговых ярах. На равнинной тундре высота снега колеблется от 15–30 до 40–60 см (в среднем 33 см) при плотности 0,20–0,33 г/см^3 (Якушкин, 1979). На возвышенных участках в местах выпаса овцебыков глубина снега намного меньше. Годовое количество осадков относительно невелико, причем значительная часть их (60–65%) выпадает в бесснежный период. Число дней с метелью не превышает 40–50. Пурга бывает с октября по май включительно, примерно 1–3 раза в месяц продолжительностью от 1 до 5–6 дней. В течение зимы оттепелей и гололедов не отмечается. В начале, и особенно в конце зимы, в апреле — мае, непродолжительные оттепели могут быть, но не более 1–5 раз в год. После них на снегу появляются небольшие по размерам, но очень твердые ледяные корки (линзы), где плотность снега достигает 0,55 г/см^3. Эти линзы занимают 3–5% от всей площади пастбищ (Якушкин, 1979).

Весенний и осенний периоды короткие — по одному месяцу или несколько больше. Сезон весны — июнь. Таяние снега начинается в третьей декаде, когда отмечаются первые устойчивые плюсовые температуры воздуха. Снег сходит довольно быстро, за 2 недели. Однако по отдельным годам сроки наступления весны и таяния снега сильно колеблются и зависят от прихода тепла с юга (см. табл. 37).

Лето прохладное, короткое, обычно не более 1,5 мес, но при ранней весне и теплой осени длится до 2 мес. Средние температуры в разгар лета составляют 12–14° С при абсолютном максимуме 24–28° С. Для летнего периода характерны резкие суточные колебания температуры воздуха на разных уровнях. Так, по наблюдениям Е.Б. Поспеловой, в 1987 г. суточная амплитуда температуры достигала на высоте 1,5 м 15,7° С, на поверхности почвы 24,7° С. В июле и августе бывают заморозки и снегопады.

На Таймыре, как и в других северных регионах мира, в весенне-летний период случаются природные катаклизмы. Овцебыки чутко реагируют на отклонение климата от нормы. В аномально плохой год при неудовлетворительном нагуле и гоне животных резко увеличивается яловость самок. Подобное случилось летом 1989 г. Наоборот, в благоприятные по климату и кормам годы темпы размножения популяции резко возрастают. Так было в 1990 г. Подробнее об этом сказано в главе “Размножение”.

С середины или 20-х чисел августа арктическое лето на Бикаде заканчивается, отмечаются первые осенние заморозки. 17 августа завершается и полярный день, продолжительность которого составляет 105 суток. В конце сентября начинается образование устойчивого снежного покрова, ледостав на реках.

Почвы. По утверждению А.И. Толмачева (1932), в центральной части Восточного Таймыра, включающей и бассейн р. Бикада, каменистость грунтов возрастает с юго-запада на северо-восток. На открытых местах господствуют



Рис. 30. Группа биологов МГУ изучает почвенный и растительный покров в бассейне р. Бикада

полигональные грунты. Здесь почвообразующие породы имеют преимущественно морское происхождение (следы ледниковых процессов). Широко распространены моренные и морские глины и суглинки, покрывающие основную поверхность равнин. Древние аллювиальные пески часто окружают озерные котловины. Большую роль в формировании почвенно-растительного покрова играют современные криогенные процессы, приводящие к образованию мерзлотных форм микро- и нанорельефа.

Почвенные и геоботанические исследования территории в пределах бассейна Бикады и смежных участков проводила более 10 лет в 80-х годах экспедиционная группа биологов географического факультета МГУ под руководством Е.Б. Поспеловой (1984, 1987, 1989 гг.) (рис. 30). На ключевой участок "Бикада" составлена серия эталонных цветных карт, в том числе почвенная масштаба 1:100000.

В рассматриваемом районе преобладают почвы четырех типов: тундровые торфяно-перегнойно-глеевые, тундровые задернованно-глеевые, тундровые дерновые и тундровые глеевые. Мощность деятельного горизонта составляет в среднем 30–35 см (Поспелова, Орлов, 1984). Наиболее распространен четвертый тип глеевых почв, представленный двумя подтипами. Второй тип тундровых задернованных почв приурочен к сообществам, где развиты кустарники, лишайники и разнотравье (Поспелова, Орлов, 1987). В пятнистых тундрах преобладают глееватые гумусные почвы, в бугорковатых — перегнойные, в комплексных полигональных болотах — торфяно-перегнойно-глеевые. В долинах рек распространены аллювиальные дерно-

вые почвы, на поймах — дерново-глеевые и дерновые. Переувлажненным долинам ручьев и нивальным склонам свойственны аллювиальные дерново-глеевые почвы. Процессы солифлюкции на склонах приводят к обнажению солонцовых почв, используемых овцебыками летом и осенью (Якушкин, Орлов, 1986). Вообще в тундрах Таймыра, в том числе и в бассейне р. Бикада, сильно развита пестрота почвенного покрова. Она обусловлена действием мерзлотных процессов (Орлов, 1983).

Все отмеченные на территории типы и подтипы почв формируются в условиях многолетней (вечной) мерзлоты, что сказывается на их морфологии и интенсивности элементарных почвенных процессов. Глубина залегания вечной мерзлоты колеблется от 50–55 см в пятнистых и полигональных тундрах до 22–28 на выровненных пространствах мелкобугорковых тундр.

Специфическим образованием для некоторых типов тундр является биогоризонт торфянисто-моховой дернины, или тундрового войлока (Тихомиров, 1966). Дернина включает в себя отмершие и живые части мхов и сосудистых растений, толщина ее достигает в болотистых комплексах 20 см, в тундровых — 10. Она оказывает существенное воздействие на температурный режим почвы, замедляя на болотах и в тундрах протаивание грунта летом и препятствуя проникновению холода в почву зимой (Васильевская, 1980). Моховая дернина пронизана побегами и корневищами сосудистых растений, которые используются овцебыками при покопках на зимних пастбищах. Почвообразующие породы и почвы обогащены макро- и микроэлементами. Поэтому высокий уровень их содержания характерен и для надземных, и для подземных частей тундровых растений (Васильевская, 1980). При питании растительным кормом химические элементы переходят в ткани и органы животных.

Растительность. На Таймыре зональная растительность имеет ряд особенностей, связанных прежде всего с высокоширотным положением полуострова. Это единственное место в Северном полушарии, где на значительной материковой территории развиты все три подзоны тундр и зона полярных пустынь (Чернов, Матвеева, 1979). Зона тундр (71–77° с.ш.) подразделена на подзоны арктических, типичных и субарктических (кустарниковых) тундр. Отдельные авторы (Щелкунова, 1975; Алесандрова, 1977) подразделяют зону на две подзоны: арктических и субарктических тундр. Севернее подзоны арктических тундр в районе м. Челюскин лежит зона полярных пустынь. Такая геоботаническая зональность территории характерна только для Восточного Таймыра.

Каждой растительной зоне и подзоне свойственна конкретная флора. Число видов сосудистых (цветковых) растений увеличивается с севера на юг и составляет в полярных пустынях 57 видов, в арктических тундрах — 100, типичных — 239, южных — 241 вид (Чернов, 1985). По среднему количеству видов растений восточное побережье оз. Таймыр и долину р. Бикада можно отнести к подзоне типичных тундр.

Среди отечественных ботаников нет единого мнения о геоботаническом районировании тундровой зоны Таймыра, поэтому неясно, к какой подзоне тундр относить обширный район Бикады, лежащий в пределах северо-восточной части Таймырской низменности. В.Д. Александрова (1977) отно-

сит данный район к горному округу Бырранга подобласти (подзоны) арктических тундр, к ее южной полосе, а Р.П. Щелкунова (1975) — к северной полосе субарктических тундр, что, в общем, соответствует южной полосе арктических тундр. По Ю.И. Чернову и Н.В. Матвеевой (1979), район Бикады лежит в пределах северной полосы типичных тундр, что опять же можно отнести к южной полосе арктических тундр по В.Д. Александровой (1977). Е.Б. Поспелова и М.В. Орлов (1984, 1987) считают, что равнинная часть бассейна Бикады, или восточное побережье оз. Таймыр, лежит на границе подзон арктических и субарктических тундр, и в силу ряда экологических и ботанических особенностей данной территории ее можно отнести к северной полосе подзоны типичных тундр. Данной терминологии мы и придерживаемся. Горная часть бассейна относится к полосе арктических тундр. Таким образом, на данной территории зональный тип растительности — тундровый, представленный подтипами типичных (субарктических) и арктических тундр (Поспелова, 1989).

Флору низовьев р. Бикада (прежнее название — р. Ямунера) впервые описал А.И. Толмачев в 1928 г. Им было выявлено 164 вида сосудистых растений (Толмачев, 1932). В 1974 г. перед доставкой овцебыков на Таймыр видовой состав растительности и пастбищные угодья долины Бикады изучали Р.П. Щелкунова и В.В. Рапота (Щелкунова, 1975; Рапота, 1979). По неполным сборам, конкретная флора сосудистых растений на тот период составила 113 видов, из них 76 было отнесено к кормовым растениям овцебыка. По Р.П. Щелкуновой (1975), флора Бикады в ряду таймырских флор не представляет исключения как по своему основному ядру, так и по фитогеографическим связям. Она насыщена арктическими и арктоальпийскими элементами и носит чисто арктический характер. К 1978 г. В.В. Рапотой было выявлено для бассейна Бикады 192, а к 1980 г. — 230 видов сосудистых растений (Рапота, 1979, 1981). Правда, 28 видов из 230 собрано в юго-восточной части гор Бырранга (Рапота, 1983). Следовательно, в долине Бикады флора сосудистых представлена 202 видами. В горах видовой состав растений сильно обеднен. Вся флора (230 видов) содержит 34 семейства, из них 10 ведущих включают 176 видов (76,5% всей флоры). Флора на три четверти представлена арктическими (38,2%) и арктоальпийскими (34,8%) видами (Рапота, 1981). Довольно значительно присутствие во флоре гипоарктических (17,0%) и бореальных (5,2%) видов, которые иногда достигают на плакорах высокого обилия (брусника, голубика, мытник лапландский, ива красивая). Особенно обильны гипоаркты на луговинах и в долинах ручьев. У подножия гор Бырранга в долине р. Малахайтари на 75°10'с.ш. в глубоко врезанных каньонообразных долинах горных ручьев отмечены экстразональные кустарниковые группировки из ивы аляскинской (Salix alaxensis), описанные впервые В.Д. Дибнером (1961) как ива мохнатая (Salix lanata). В их травяном покрове встречаются растения более южных подзон. Все это связано с благоприятной климатической инверсией, наблюдаемой на южном макросклоне Бырранга. Заросли ивы аляскинской достигают в высоту 2–2,5 м (Рапота, Кожевников, 1981). По нашим данным, в долинах горных ручьев у подножия гор, где дуют местные фены, имеются 3 участка очень густых ивовых зарослей, среди них самый крупный занимает площадь 2,0 x 0,5 км (рис. 31). Они произрастают на алеврито-глинистом субстрате с почти сплошным прикрытием



Рис. 31. Древовидная ива аляскинская (Salix alaxensis) у подножия южного макросклона Бырранга (75°10' с.ш.)

сверху щебенкой и галькой, напоминающим гидропонику. Выше от этих мест по р. Малахайтари в устье р. Русская В.В. Рапотой и Ю.П. Кожевниковым (1981) встречены куртинки ольхи кустарниковой.

Во флоре Бикады циркумполярные и почти циркумполярные виды составляют 47%, сибирские и преимущественно сибирские — 16,5, американо-сибирские — 14,4%. Присутствуют и многие другие группы видов с широким ареалом. Данную флору можно характеризовать как сибирскую, типично арктическую (Рапота, 1981).

Доминирующая роль в растительном покрове бассейна Бикады принадлежит мхам — эдификаторам большинства растительных сообществ, а также осоковым, злаковым, бобовым, кустарничкам и кустарникам (Поспелова, 1989).

Флора Бикады по видовому составу богаче флор соседних районов — побережья оз. Таймыр (193 вида) и бухты М. Прончищевой (96 видов). Объяснение этому — более теплый климат долины в летний период. Равнинная часть Бикады напоминает оазис, где погодные условия благоприятны для развития растительности. Флора Бикады по видовому составу несколько уступает флорам Западного Таймыра в пределах типичных и северных субарктических тундр (239–244 вида). В сравнении с другими регионами Севера, где обитают популяции

овцебыка, флора Бикады богаче флор Канадского арктического архипелага (около 100 видов), севера Гренландии (76 видов), полуострова Сьюард на западе Аляски (180 видов), но беднее флор всей Гренландии (250 видов), северо-востока Аляски (около 350 видов) и о. Врангеля (312 видов).

Растительный покров бассейна Бикады представлен различными типами арктических и субарктических (типичных) тундр, болотно-тундровыми комплексами, кустарниковой и луговой растительностью. Конкретно для низовьев р. Бикада в районе стационара и изгородей геоботаническую характеристику тундр впервые дал В.В. Рапота (1979). Он выделил на огороженной территории и соседних участках 5 типов арктических тундр, комплекс тундровых болот и арктические (низинные) луговины. К самым распространенным типам тундр автор отнес пятнисто-бугорковые осоково-дриадово-моховые, а к самым ценным в кормовом отношении — бугорковатые низкоивняковые осоково-моховые тундры.

При дальнейшем изучении тундровой растительности В.В. Рапота (1981) выделил в пределах долины Бикады 8 типов тундр, 1 тип арктических луговин с 5 подтипами, 1 тип кустарниковой растительности и единый комплекс полигональных и плоскобугристых тундровых болот. Терминология типов, предложенная В.В. Рапотой, не всегда согласуется с терминологией, разработанной Е.Б. Поспеловой (1989). По данным В.В. Рапоты (1981), все растительные группировки района Бикады в той или иной степени используются овцебыками в качестве пастбищ. Наиболее важны для этих животных летом, осенью и ранней зимой гигрофитные луговины, а в остальное время года — бугорковатые низкоивняковые осоково-моховые тундры.

В предгорьях и горах Бырранга расположен пояс горных арктических тундр с наличием щебнистых террас. Здесь развиты главным образом разнотравно-моховые группировки (Жадринская, 1970). Выше отметки 300–350 м начинается пояс обедненных горных тундр с каменистыми россыпями и грядами, а выше 600 м расположен пояс горных арктических пустынь.

Е.Б. Поспелова и М.В. Орлов (1987, 1989) при разработке типологии растительности бассейна Бикады использовали классификацию В.Д. Александровой (1977) и Н.В. Матвеевой (1985). В растительном покрове территории ими выделено 4 типа растительности — кустарниковый, кустарничковый, травяной и моховой, к которым относятся 18 формаций. Выделенные типологические единицы были приняты за основу при составлении карты растительности территории (рис. 32, цветная вклейка). Пастбищная ценность выделенных участков различна, в зависимости от состава и обилия доминантов. Более подробное описание растительности, в котором дается ее кормовая характеристика, приведено в главе “Пастбища”.

Для определения фитомассы в растительных сообществах центральной части Восточного Таймыра Е.Б. Поспеловой и М.В. Орловым (1987) были охвачены все типы растительности в ландшафтах тундр от низовьев р. Бикада до предгорий Бырранга путем закладки 14 пробных площадок.

Гребни водоразделов и примыкающие к ним склоны заняты кустарничково-моховыми тундрами, близкими по составу и структуре к арктическим. Пятна открытого грунта занимают 30% площади. Доминирующие виды — дриада, щучка, бобовые, мхи. На плоских участках водоразделов и надпой-

менных террас растительность приобретает некоторые черты, характерные для субарктических тундр. Пятна занимают 15–20% площади, большинство их зарастает. Появляются кустарники (ивы красивая и ползучая). Вместе с дриадой типичным доминантом этих тундр является осока арктосибирская.

Края древних надпойменных террас хорошо дренированы. Большая защищенность, близость реки и расчлененность террас многочисленными оврагами способствуют большому флористическому разнообразию за счет увеличения числа видов бобовых, разнотравья и злаков. Поверхность характеризуется бугорковым нанорельефом. Растительный покров представлен мозаикой разнотравно-ивово-дриадового микроценоза.

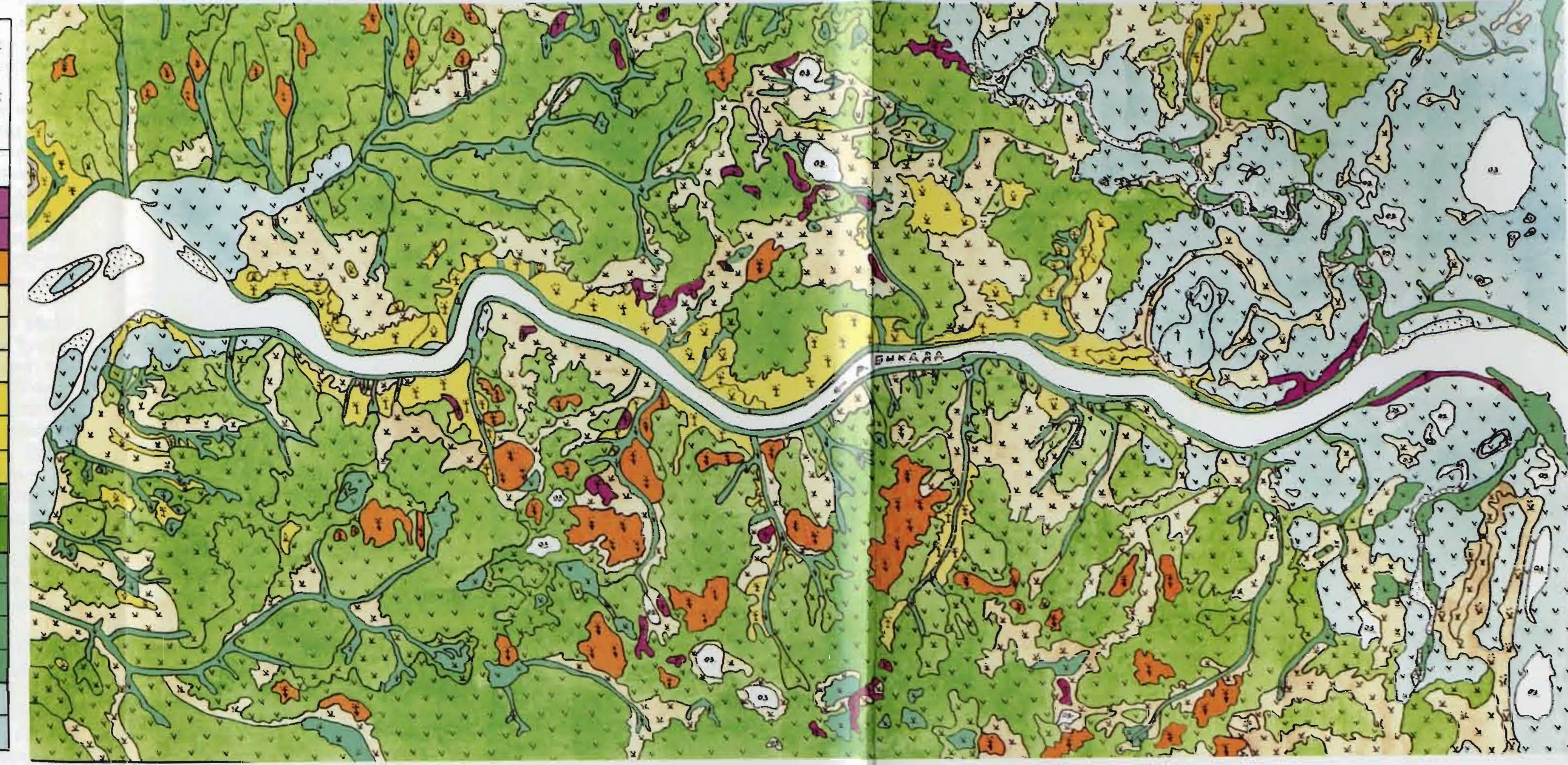
Для обширных водораздельных пространств, сформировавшихся во время отступления последнего оледенения, очень характерны небольшие каменистые моренные холмы (камы). На них сплошной растительный покров отсутствует. У их подножий на песчаных грунтах обычны кассиопеево-лишайниково-моховые тундры. Пологие склоны водоразделов и водосборные бассейны больших ручьев покрыты растительностью из кустарников, и по данному признаку они ближе к субарктическим тундрам. Растительный покров сплошной, представлен осоково- или пушицево-осоково-кустарничково-моховыми тундрами, в которых доминируют ива ползучая, осока прямостоячая, пушица узколистная. Кое-где обильна ива красивая.

Пологим склонам коренного берега также свойственен сплошной растительный покров. Развитые здесь осоково-кустарничково-моховые тундры богаты по флористическому составу. Преобладают дриада, кассиопея, ивы арктическая и ползучая, разнообразно представлено разнотравье. Поверхность древней пойменной террасы р. Бикада занята полигонально-валиковыми болотами и плоскобугристыми болотно-тундровыми комплексами, характерными также для водораздельных озерных котловин. Растительность представлена комплексом ассоциаций. Высокая пойма Бикады повсеместно занята ивняками из ивы шерстистой, ивы ползучей или закустаренными разнотравными лугами. Обычно ивняки произрастают неширокими полосами — от нескольких метров до 200 м. Видовое разнообразие сосудистых растений здесь максимально. Наиболее обильны астрагалы (2 вида), горец живородящий, хвощ северный. Типичный компонент пойменной растительности — сырые луга по днищам долин ручьев с преобладанием осоки прямостоячей, пушицы узколистной, пушицы Шейхцера.

Запасы надземной фитомассы колеблются на плакорах в пределах 600–900 г/м^2 воздушно-сухой массы (далее по тексту также приводится воздушно-сухая масса), по древней террасе — 500–700, в сообществах пойменного ряда — 100–500 (Поспелова, Орлов, 1987). Годичный прирост в надземной части составляет: в плакорных тундрах — около 28% от биомассы, на склонах — 33–35, в долинных сообществах — 50–60. Кустарники наибольшее участие принимают в формировании биомассы растительности склонов (20–25%). Осоковые практически отсутствуют на вершинах водоразделов, но составляют 30–40% надземной биомассы на террасах и поймах, где отмечается и наибольшая доля злаков (20-25%). Биомасса разнотравья имеет наиболее высокие значения в лугово-кустарниковых сообществах высокой поймы, а также на водоразделах (табл. 38).

Рис. 32. Карта продуктивности растительности (запасов зеленых кормов) ключевого участка № 1 “Бикада”

№ контура	фитомасса зеленых кормов (г/м²)		цвет (значок)	разнотравье + фитофильные злаки (+)	гигрофильные злаки (I)	осоковые (V)	листва ив (–)	наличие и масса лишайников (г/м²): 15-20 (·)	30-40 (··)	50-100 (∴)	обозначение контура на карте
1	<30	а		25						60	
		б		15-20					30		
2	30-40			15		15			30-40		
3	40-50	а				15					
		б				15			30		
		в		30-40						50-100	
4	50-60	а				25-30				60-100	
		б		25-30							
		в				30-40		15-20			
5	60-70	а				20-30					
		б				40-50					
6	100-200	а		20-30							
		б			10-20	50-70					
		в				50-70			30-40		
		г				70-80					
7	120-150	а				60-100					
		б		100-200							



Авторы: Е.Б. Поспелова, Н.И. Кочеткова
Картограф: Т.Н. Непоклонова

Таблица 38

Запас и структура надземной биомассы основных растительных сообществ района стационара "Бикада" (г/м² воздушно-сухой массы)*

Структурные единицы	Тундра					Луг		Полигональное болото
	пятнистая дриадово-осоково-моховая	бугорковая разнотравно-кустарничково-моховая	пушицево-осоково-ивово-моховая	ивово-кустарничково-осоково-моховая	разнотравно-кустарничковая полигональная	закустаренный разнотравный	злаково-осоково-болотистый	
Ива красивая	0,4	—	48,6	3,8	—	—	—	12,8
Ива ползучая	14,3	—	69,2	23,8	—	46,2	1,0	10,6
Дриада точечная	58,3	151,3	3,5	58,2	41,1	—	—	2,8
Кассиопея	15,4	—	—	76,6	101,6	—	—	—
Ива арктическая	19,9	110,0	—	31,9	—	—	—	—
Пушица *sp.*	0,7	—	19,4	6,0	—	—	24,9	20,8
Осока прямостоячая	—	—	—	—	—	—	53,5	181,4
Осока арктосибирская	36,5	—	37,4	28,2	—	—	—	—
Злаки	6,9	11,2	3,3	2,0	2,1	9,7	14,1	4,3
Разнотравье	3,1	37,6	2,2	2,8	32,0	40,8	6,5	0,9
Сумма цветковых	155,7	310,1	141,6	237,2	274,3	96,7	103,5	233,5
Мхи	337,8	493,4	390,8	367,5	30,0	4,1	78,2	344,4
Лишайники	31,8	58,0	13,1	55,7	39,0	—	—	14,1
Надземная биомасса	525,6	861,5	544,8	660,4	343,4	100,8	184,3	592,1

* Материал Е.Б. Поспеловой.

Биомасса споровых, главным образом мхов, всегда превышает биомассу цветковых в 2–3 раза и составляет в надземной части тундровых и болотных экосистем 300–600 г/м², только в лугово-кустарниковых сообществах поймы цветковые преобладают (Поспелова, 1989).

По Р.П. Щелкуновой (1976), арктические тундры Восточного Таймыра имеют запас фитомассы 2,82 ц/га, Западного Таймыра — 3,11. Основу этих запасов составляют травянистые растения (79,5%). Северная полоса субарктических тундр Восточного Таймыра значительно богаче по фитомассе, чем тундры арктические — 3,22 ц/га.

Фауна. Наземная фауна бассейна Бикады и всего северо-восточного Таймыра является важным компонентом тундровых биоценозов, куда влился новый копытный вид — овцебык. Фауна указанных районов относительно бедна. Из 15 видов млекопитающих Таймыра в бассейне Бикады обитают 8, или 53,3%. Здесь встречаются: волк, песец, горностай, заяц-беляк, сибирский и копытный лемминги, дикий северный олень и овцебык. С востока, с побережья моря Лаптевых, в район Бикады (расстояние 150 км) изредка заходят белые медведи, а с юга — росомахи. Эти крупные, но редкие хищники не играют роли во взаимоотношениях с овцебыками. Для нас определенный интерес представляют лишь два вида: волк, как главный враг овцебыков, и дикий северный олень, как основной конкурент по кормам. Первый распространен на Таймыре повсеместно и, естественно, играет главную роль во взаимоотношениях "хищник — жертва". Второй немногочисленен на Восточном Таймыре в сравнении с Центральным и Западным. О его роли как пищевого конкурента будет сказано в главе VII.

Орнитофауна района Бикады не отличается видовым разнообразием. Из 76 видов птиц, гнездящихся на полуострове Таймыр и архипелаге Северная Земля, в бассейне Бикады представлены 42, или 55,3% (Якушкин, 1983в). Фоновыми видами в период размножения и линьки здесь являются гуси (белолобый, гуменник, пискулька), гаги-гребенушки, тундряные куропатки, кулики, воробьиные. Всему царству пернатых тундровый район Бикады служит благодатным краем для выведения и воспитания потомства. Роль крупных хищных птиц (белая сова, канюк) и растительноядных видов (гуси, куропатки) во взаимоотношениях с овцебыком ничтожна.

В хозяйственном отношении район Бикады почти не освоен. Здесь нет стоянок охотников, а рыболовецкие точки расположены по периферии — на крупных водоемах. Полярные метеостанции также удалены на сотни километров. Туризм не развит. Беспокойство вызывает лишь активизация работ геолого-поисковых партий на Восточном Таймыре.

Глава V

ПАСТБИЩА ОВЦЕБЫКОВ

В результате длительной эволюции мускусный бык выработал удивительную способность существовать на самых скудных кормах высоких широт (Andersen, Poulsen, 1958; Tener, 1965; Успенский, 1966). На о. Элсмир Канадского арктического архипелага, в средней его части (80° с.ш.), травянистой растительностью покрыто всего 14,5% площади, остальная часть занята полярными каменистыми пустынями (Tener, 1965). В северных частях острова (83° с.ш.) покрытие растительностью еще меньше. И, тем не менее, на нем обитает в настоящее время несколько тысяч мускусных быков (Gunn, 1990). Остров Элсмир по наличию каменистых пустынь и небогатой флоры сосудистых растений сопоставим с архипелагом Северная Земля, лежащим у берегов Таймыра. Он не заселен овцебыком, однако в верхнем плейстоцене этот вид там существовал. На очень скудных пастбищах обитают мускусные быки на Земле Пири Северной Гренландии (83°30' с.ш.) (Klein, Bay, 1990). В наиболее благоприятных по кормам условиях находится южная аборигенная популяция Телонского заповедника (Канада), интродуцированные популяции о. Нунивак (Аляска) и Западной Гренландии (Spencer, Lensink, 1970; Lent, 1974; Olesen, 1993; Olesen et al., 1994). Об этом свидетельствуют показатели ранней половозрелости животных и высокой продуктивности популяций. В удовлетворительных пастбищных условиях находится большинство материковых популяций Канады, Аляски, Восточной и Западной Гренландии, Швеции, Норвегии, Таймыра. Многие из них характеризуются как динамичные популяции.

ГЕОБОТАНИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ ОБИТАНИЯ ТАЙМЫРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ*

На северо-востоке Таймыра комплексное ландшафтно-геоботаническое районирование территории в пределах ареала популяции овцебыка проведено Е.Б. Поспеловой в 1986–1990 гг. с использованием существующих тематических карт масштаба 1:1000000, собственных авиаобследований и литературных данных. Всего на территории выделено 3 района: северный арктический, центральный горный и южный субарктический. Основные пастбища расположены в северном и южном районах, хотя и в центральном имеются ценные кормовые угодья (рис. 33).

* Материалы Е.Б. Поспеловой.

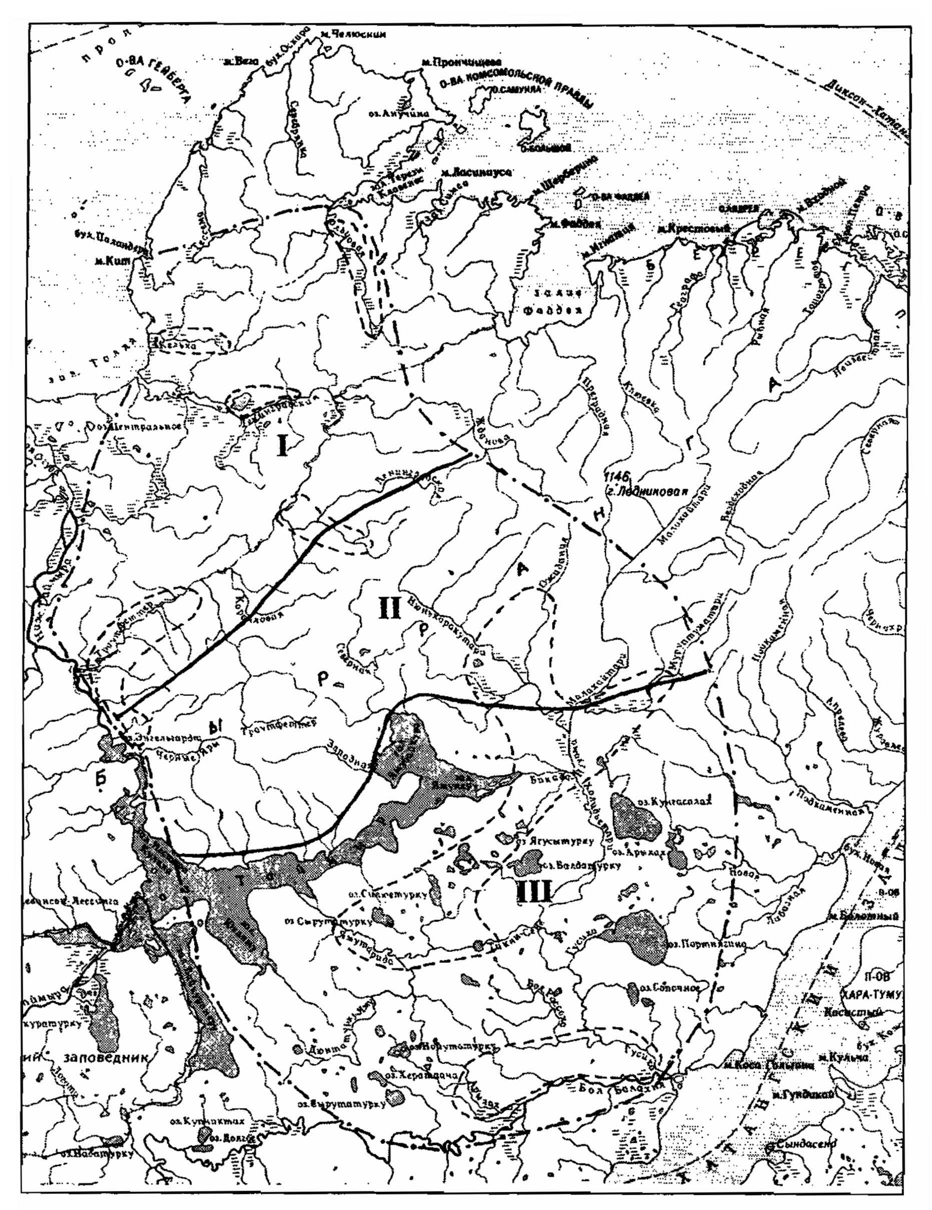


Рис. 33. Рассредоточение стад овцебыков в зимние сезоны 1991–1993 гг.:

места зимовок стад;

границы ландшафтно-геоботанических районов (I, II, III);

ареал популяции

I. Северный арктический район. Расположен в пределах подзоны арктических тундр. Северная граница расселения популяции практически соответствует зональной границе тундр и полярных пустынь на широте залива Терезы Клавенес. Здесь, за горами Бырранга, выделены 2 класса ландшафтов — горный и равнинный. Растительный покров горных участков, относящихся в основном к полярным пустыням, крайне обеднен и пастбищной ценности для овцебыков не представляет. Равнинный класс включает 3 основных типа ландшафтов. Обширные территории заняты холмисто-увалистыми равнинами, покрытыми пятнистыми дриадовыми тундрами на типичных арктических почвах. Растительность этих равнин в кормовом отношении заметно богаче горных участков, преобладают осоки арктосибирская и стройная, дриада, местами встречаются низкорослые кустарниковые ивы. Территория аллювиальных речных долин крупных рек (Нижняя Таймыра, Траутфеттер, Ленинградская, Жданова, Гольцовая) характеризуются более продуктивными пастбищами. Здесь развиты долинные арктические злаково-осоково-моховые тундры, комплексные полигонально-валиковые болота. На защищенных участках встречаются низкорослые заросли ивы ползучей. Наконец, на приморских равнинах развиты арктические луга, гомогенные травяные болота, на террасах — арктические злаково-кустарничково-моховые тундры.

В целом пастбища арктического района достаточно благоприятны для существования северной субпопуляции овцебыка. Состав местной флоры представлен 102 видами сосудистых растений, это почти в 2 раза больше, чем в полярных пустынях полуострова Челюскин. Основные кормовые виды в районе относительно обильны. Закреплению в районе стад овцебыков на зимних пастбищах способствует малоснежность территории, а на летних — отсутствие массовых кровососущих насекомых, обилие осок, злаков, пушиц. По данным Р.П. Щелкуновой (1976), оценочная продуктивность зеленых кормов в бассейне р. Траутфеттер не ниже, чем в тундрах низовьев Бикады. Вероятно, именно с этим связана концентрация стад овцебыков в районе нижнего течения р. Траутфеттер.

II. Центральный горный район. Включает основную часть хребта Бырранга с прорезающими его долинами рек, относящихся к бассейну р. Нижняя Таймыра и оз. Таймыр. Ландшафтная структура района довольно однотипна на всем протяжении хребта. Преобладают по площади урочища вершин и склонов, покрытых мохово-кустарничковыми полярными пустынями и тундрами низкой продуктивности. Наибольшую кормовую ценность имеют угодья межгорных котловин, покрытых осоково-пушицево-моховыми и кустарничково-осоково-пушицево-моховыми тундрами на торфяно-глеевых почвах. Высокопродуктивны также луговые и болотные сообщества долин крупных горных рек (Нижняя Таймыра, Нюнькаракутари, Малахайтари и др.) с преобладанием осок, пушиц, гигрофильных злаков. Полный видовой состав сосудистых растений в этом горном районе пока не выявлен. С 1988 г. идет закрепление единичных стад в горах. Летом они обитают по продуктивным долинам, зимой — на обдуваемых склонах долин. Наиболее интересны и перспективны в пастбищном отношении участки перехода южного макросклона Бырранга к предгорной равнине бассейна р. Бикада. Здесь в условиях постоянной защиты от северных ветров развиваются очень богатые азональные сообщества кустарничкового и лугово-болотного типа, на склонах — разнотравно-дриадовые тундры, обога-

щенные ценными кормовыми видами. Зимой и летом в предгорных местах концентрируются стада овцебыков.

III. Южный субарктический район. Занимает территорию от южных предгорий Бырранга до южных отрогов возвышенности Дасха-Гербей и долины р. Большая Балахня. Этот обширный район наиболее изучен в почвенно-геоботаническом отношении (Поспелова, Орлов, 1984, 1987; Поспелова, 1989), поскольку территория стационара "Бикада" расположена в его пределах. Наибольший интерес в южном районе представляют равнины 5 типов: водно-ледниковая холмисто-увалистая (абсолютный уровень до 150 м), покрытая субарктическими дриадово-осоково-моховыми тундрами; конечно-моренные гряды (уровень 150–200 м), покрытые пятнистыми дриадово-моховыми и осоково-дриадово-моховыми тундрами; холмисто-волнистая равнина с кустарниково-осоково-дриадово-моховыми тундрами; аллювиальные равнины долин крупных рек с комплексными полигонально-валиковыми и плоскобугристыми болотами; озерная котловина оз. Таймыр с болотными комплексами и осоково-моховыми тундрами.

Пастбищные угодья этого района характеризуются значительным разнообразием. Представлены практически все сезонные типы пастбищ, что обеспечивает круглогодичное существование основной части популяции овцебыка. Наиболее благоприятные пастбищные условия отмечены в обширной межгорной депрессии, расположенной к югу от гор Бырранга до гряды Киряка-Тас и включающей большую часть бассейна р. Бикада с ее крупными притоками. Эта территория является центром ареала популяции, и потому ей было уделено особое внимание в изучении почвенно-растительного покрова.

ТИПЫ ПАСТБИЩ, ИХ ПРОДУКТИВНОСТЬ В БАССЕЙНЕ Р. БИКАДА *

Многолетние исследования основной территории обитания овцебыков — бассейна р. Бикада (около 1 млн га) — позволили Е.Б. Поспеловой (1989) дать комплексную оценку пастбищных угодий. Ею выделено 7 типов пастбищ, различающихся по составу растительного покрова, положению в рельефе и характеру использования. Внутри них выделены более мелкие подтипы, которые в геоботаническом отношении соответствуют в большинстве случаев уровню группы ассоциаций. Основным фактором, обусловливающим ценность и тип сезонного использования пастбищ, является растительный покров. Ниже дается краткая характеристика наиболее распространенных типов и подтипов пастбищ бассейна Бикады, освоенных популяцией овцебыка.

I. Арктические кустарничковые и разнотравно-кустарничковые тундры. Относятся к формациям дриады точечной на выходах горных пород в предгорьях Бырранга. Обычны для участков, абсолютные высоты которых превышают 200 м. Пастбища этого типа малопродуктивны. Основу фитомассы цветковых растений составляют вечнозеленые кустарнички, главным образом дриада (запас 7-8 ц/га), а также злаки и разнотравье (1–2 ц/га). Овцебыки используют их в основном ранней весной в силу доступности (малоснежности). Поедается ма-

* Материалы Е.Б. Поспеловой.

лопитательная, но обильная дриада точечная, а также корневища трав. Летом потребляются злаки и разнотравье. Однако эти тундры чаще являются стациями отдыха животных, так как хорошо продуваются ветрами.

II. Субарктические травяно-кустарничково-моховые (гилокомиевые) тундры. Распространены на плакорных поверхностях основной озерно-аккумулятивной равнины на высотах более 100 м над уровнем моря. В зависимости от типа подстилающей породы и особенностей мезорельефа выделено 2 подтипа:

А. На моренных и морских суглинках и глинах равнины развиты разнотравно-дриадово-гилокомиевые пятнистые трещинно-нанополигональные тундры. Эти пастбища занимают небольшие площади на высоких водоразделах, они малопродуктивны и используются овцебыками в основном при проходе к другим пастбищам. Здесь, как и в первом типе, основу фитомассы составляют дриада (6–7 ц/га), злаки и разнотравье (2–3 ц/га). Первый вид поедается животными в ранневесенний сезон, вторые используются летом. В составе растительного покрова обильны бобовые — астрагалы, остролодочники. Кроме них имеются в небольшом количестве листопадные кустарнички (ива арктическая) и осоковые. Их запасы незначительны — 1,2 и 0,5 ц/га соответственно. Тундры этого типа широко распространены на одном из участков изгородного содержания животных (загон № 4 на левобережье Бикады).

Б. На выходах моренных, а также древних аллювиальных песков вокруг озерных котловин, у подножий камовых холмов и в предгорьях обычны небольшие по площади участки разнотравно-ивово-кассиопеево-гилокомиевых тундр. Они обычно сочетаются с каменистыми тундрами арктического типа (тип I). Основная травянистая растительность здесь — разнотравье и злаки, суммарный запас которых составляет 1,5–3 ц/га. Используются овцебыками с низкой интенсивностью весной и летом.

III. Субарктические кустарничково-травяно-моховые тундры. Наиболее обычные зональные тундры района. Широко распространены на плакорных поверхностях равнины на высоте от 80 до 100 м над уровнем моря. В растительном покрове принимают постоянное участие низкорослые кустарники — ивы ползучая и красивая. Доминантами среди цветковых растений являются дриада и осока арктосибирская. Выделено 2 варианта тундр:

А. Дриадово-осоково-моховые (гилокомиевые) пятнистые нанополигонально-валиковые тундры. Обычны на водоразделах и пологих склонах. Основные кормовые ресурсы — дриада (4–5 ц/га) и осоковые (3–5 ц/га). Пастбища используются в зимнее и весеннее время, что обусловлено их положением в рельефе (малозаснеженность), а также обилием осоки арктосибирской.

Б. Ивово-осоково-пушицево-моховые мелкобугорковые тундры. Распространены в западинах склонов и на участках водоразделов. Флористический состав этих тундр аналогичен предыдущим. Запас листвы ив достигает здесь 1,5–2,5 ц/га, веточных кормов — 7–9,4, осок — 2–2,5.

IV. Субарктические ивово-пушицево-осоково-моховые тундры. Распространены повсеместно в водосборных котловинах крупных ручьев, на пологих защищенных склонах, в их нижних частях. Видовой состав растительности довольно разнообразен. Помимо доминантов (ивы ползучая и красивая,

пушица узколистная, осока прямостоячая) встречаются еще несколько видов злаков, кустарничков и разнотравья. По данным В.В. Рапоты (1979), характерной особенностью этих тундр является обильное развитие мохового покрова, играющего защитную роль для сосудистых растений. Покрытие гипновыми мхами 90%. Толщина моховой подушки 10 см. Под прикрытием мхов сохраняются в живом виде на протяжении долгой зимы стебли ив, дриады точечной, побеги и корневища осоки арктической, пушицы узколистной, ожики снежной, а также корневые отпрыски злаков — арктагростиса широколистного, вейника Холма, мятлика арктического. Преобладающая в этих тундрах ива красивая имеет распростертую форму, а ива ползучая выступает над моховой дерниной на 20 см. Виды-доминанты (ивы, пушицы, осоки) относятся к основным летним и осенне-зимним кормам, поэтому пастбищное значение этих тундр чрезвычайно велико. Овцебыки регулярно выпасаются на этих участках — как летом, так и зимой, что отмечено еще в период изгородного содержания. После выпуска зверей на волю стада находились на аналогичных пастбищах в низовьях р. Бикада, в долинах рек Июньская, Безымянная, Малахайтари (предгорье). В летнее и осеннее время основным кормом являются листья кустарников, зелень осоковых, зимой и весной — ветки и опавшая листва ив, ветошь и корневища осоки и пушицы. На отдельных участках их фитомасса достигает значительных показателей. Так, запасы листвы кустарников в долине р. Малахайтари достигают 4–6 ц/га, а веточных кормов — 10–30 ц/га. В среднем для этого типа пастбищ биомасса кустарников составляет 12–25 ц/га, из них листвы — 2–4, осоковых — 2–3, злаков и разнотравья — 0,2–0,9 ц/га. Примерные расчеты показывают, что в летний период 1 га пастбищ этого типа может обеспечить питанием 1 взрослого овцебыка в течение месяца, а в сутки — стадо в 30 особей.

Следует отметить, что восстановление этих пастбищ после активного использования идет относительно быстро. В 1986 г. Е.Б. Поспелова (1989) провела сравнительные укосы в загоне № 1 на местах, подвергшихся интенсивному зимнему выпасу в 1974/75 г. Биомасса ивы красивой составила 4,6 ц/га, на контрольных участках аналогичного типа вне загона она имела значения от 2,8 до 6 ц/га. Биомасса осок и пушиц на старых копаницах также существенно не отличалась от контрольных участков. Таким образом, можно констатировать, что после 8–10-летнего периода сильно стравленные пастбища восстанавливаются практически полностью.

V. Субарктические травяно-кустарничково-моховые тундры в сочетании с близкими к ним другими ассоциациями. Приурочены к дренированным и защищенным берегам рек и крупных ручьев, обычно имеют сплошной растительный покров. Флористически это наиболее богатые пастбища. Здесь доминируют арктические и арктоальпийские кустарнички (дриада, кассиопея, ивы арктическая, монетовидная), обильны также злаки и разнотравье. Эти тундры занимают небольшие площади, но они высокопродуктивны и являются характернейшими весенне-раннелетними пастбищами овцебыков. Пастбища рано освобождаются от снега, что делает их наиболее доступными. Распространены 3 группировки пастбищ:

А. Разнотравно-ивово-дриадово-моховые бугорковатые тундры. Характерны для крутых коренных берегов рек (яров). Эти участки используются овцебыками в весенне-летнее время. Весной животные поедают дриаду, запасы которой составляют здесь 20–30 ц/га, корневища и ветошь злаков, бобовых, ветви ивы арктической. Летом основным кормом на этих пастбищах служат разнотравье и злаки (3–5 ц/га).

Б. Ивово-осоково-кассиопеево-дриадово-моховые бугорковые тундры. Обычны на более пологих береговых склонах. В силу большой заснеженности они посещаются животными только летом и осенью. Наибольшее кормовое значение имеют здесь осоковые (2–3 ц/га), ивы (листва 0,4–0,5 ц/га) и разнотравье (0,5–0,6 ц/га).

В. Травяно-кустарничково-ивовые тундры. Характерны для аллювиальных песков (дюн) высоких пойменных террас, расположенных на поворотах и в устьях рек Бикада, Нюрайтари, Неньгатиатари и др. Песчаная почва, которой свойственны оптимальный температурный режим и хорошая аэрация, способствует хорошему развитию злаково-разнотравных группировок, используемых овцебыками весной и ранним летом. Отличительная черта этих тундр — обилие ивы монетовидной, которая является отличным летним и отчасти зимним кормом. Очень разнообразно разнотравье (мытники, незабудки), много бобовых (астрагалы, остролодочники, копеечник). Запасы злаков, бобовых и разнотравья достигают 3–4 ц/га, ивы монетовидной — 6, дриады — 2–3.

Все описанные пастбищные угодья относятся к тундровому типу растительности и распространены на плакорных поверхностях. Ниже дается характеристика долинных пастбищ, представляющих кустарниковый, болотный и луговой типы растительности.

VI. Кустарниковая и луговая растительность занимает долины рек и ручьев в пойменной части, расширенные днища оврагов, поверхности спущенных озер, берега которых просели в результате термокарстовых процессов. В ее составе преобладают травы граминоидного типа и кустарники. Богатые по кормам пойменные пастбища в силу избыточного снегонакопления доступны только в бесснежные и малоснежные сезоны — с начала лета до поздней осени. Выделено 3 подтипа пастбищ:

А. Гигрофильные осоково-пушицевые и пушицево-осоковые луга. Обычны по расширенным днищам ручьев и оврагов. Рост осоковых и злаков начинается сразу после схода снега и быстрого прохождения весеннего паводка, а продолжается до первых заморозков. За это время биомасса осоковых достигает 5–7 ц/га (в оптимальные годы до 10 ц/га), злаков (дюпонция, арктагростис) — 2–3. Долины ручьев — излюбленные летние и осенние пастбища овцебыков, которые постоянно задерживаются на них, иногда на несколько часов активного кормления.

Б. Ивняки травяные и мохово-травяные. Распространены повсеместно на участках высокой поймы р. Бикада и ее притоков, в устьевых частях долин ручьев. Эти угодья продуктивны (2-6 ц/га листвы ивняков), но кормовая ценность не столь высока, поскольку заросли представлены плохо поедаемыми видами ив — ползучей и шерстистой. Животных в летний период привлекает сюда большое обилие разнотравья — хвоща, астрагалов зонтич-

ного и альпийского, мытников, лаготиса и др., а также злаков. Суммарный запас биомассы злаков и разнотравья достигает здесь 5–6 ц/га. Пастбища используются овцебыками летом и осенью.

В. Разнотравно-злаковые, злаково-разнотравные и злаково-пушицевые группировки. Распространены в заливаемой части поймы и на котловинах спущенных озер и болот. В частности, на вытекшем озере, расположенном на территории стационара, за 10 лет, прошедших после начала зарастания озерного дна, сформировалась сложная группировка, в которой покрытие злаками местами достигает 90%, а высота отдельных куртин — 60–70 см.

Вытекшее озеро является для стад овцебыков постоянным летне-осенним пастбищем. Их привлекает высокое обилие ценных летних кормов — арктофилы рыжеватой, крестовника арктического, мятликов, лисохвоста альпийского и др. Масса летних кормов достигает здесь 10–12 ц/га. Ежегодно в августе — сентябре на котловине озера выпасается по нескольку стад одновременно. Они используют всю площадь котловины — около 100 га и, как показали укосы, заметно стравливают травянистую растительность.

VII. Комплексные полигональные и плоскобугристые болотно-тундровые и тундрово-болотные комплексы. Широко распространены в долинах рек, на заболоченных пойменных террасах. Болота используются животными в качестве мест выпаса в летне-осеннее и реже — в зимнее время. Основные летне-осенние корма — осоки, пушицы, злаки. Зимой кормовыми видами являются дриада и стелющиеся ивы. Запас дриады равен 0,5–1 ц/га, листвы кустарников — 0,5–2, веток — 2–5.

Анализ космических снимков среднего разрешения, топографической основы и аэровизуальное обследование позволили выявить примерные соотношения площадей отдельных типов пастбищ в бассейне р. Бикада. Довольно обширны площади водораздельных тундровых угодий, занятых II и III типами пастбищ, которые наименее продуктивны в кормовом отношении. Наиболее ценны пастбища IV, V, VI групп, где сконцентрированы основные запасы ив, осоковых, злаков и разнотравья (табл. 39). Эти площади оконтуривают гидросеть равнины.

Таблица 39

Запасы надземной биомассы сосудистых растений в бассейне р. Бикада, ц/га воздушно-сухого вещества

Растительные группы	Типы пастбищ						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
Кустарнички (дриада)	7–8	6–7	4–5	—	20–30	—	0,5–1,0
Кустарники (ивы)							
листва	—	1–2	1,5–2,5	2–4	6–7	2–6	0,5–2,0
ветки	—	—	7–9	10–21	—	—	2–5
Осоковые	—	0,5	2–4	2–3	2–3	5–7	3–13*
Злаки и разнотравье	1–2	1,5–2	—	0,2–0,9	3–5	5–6	—

* В группу осоковых включены злаки.

Как утверждает Е.Б. Поспелова (1989), "Говоря о типах пастбищных угодий территории, нельзя рассматривать их раздельно, поскольку посещаемость овцебыками тех или иных участков часто вызвана своеобразным "эффектом соседства", наличием в непосредственной близости пастбищ разного типа, хотя бы и занимающих небольшие площади. Эти участки, выявленные во время многолетних наблюдений за популяцией, характеризуются набором разнообразных по растительности и рельефу типов пастбищ".

При совместном геоботаническом изучении северо-востока Аляски и северо-востока Таймыра выяснено (Klein et al., 1993), что в столь отдаленных тундровых районах, лежащих на разных широтах (70° и 75°), имеется много общего в растительном покрове, хотя упомянутая часть Аляски отличается большим разнообразием сосудистых растений (350 видов). Было выявлено 7 основных типов пастбищных угодий, характерных для обоих районов, и дана оценка их продуктивности. Установлено, что сезонное использование пастбищ овцебыками в обоих районах одинаково. Обе популяции достаточно обеспечены продуктивными пастбищами.

В других арктических регионах мира, где существуют крупные популяции овцебыка, пастбищные угодья также не отличаются большим типовым разнообразием и набором кормовой флоры, что объясняется схожестью ландшафтов и циркумполярным ареалом многих видов цветковых растений. В частности, на о. Банкс Канадского архипелага прибрежные районы заняты сырыми кочкарными (бугорковыми) травяно-моховыми тундрами (Александрова, 1977), что соответствует II типу пастбищных угодий бассейна Бикады. Здесь произрастают такие злаки, как арктагростис широколистный, арктофила рыжеватая, несколько видов осок, ивы арктическая, сетчатая, мохнатая. Для щебнисто-суглинистых наиболее возвышенных местообитаний характерны дриадово-разнотравные тундры (тип I), по берегам рек и озер, во влажных низинах и в горных долинах распространены осоково-травяные луговины с преобладанием осок и злаков (тип VI). Овцебыки в северной части о. Банкс встречаются на тех пастбищах, где больше осок, злаков и низкорослых ив (Wilkinson et al., 1976). Биомасса сосудистых растений колеблется на разных участках от 2,8 до 7,8 ц/га (Александрова, 1977).

ВИДОВОЙ СОСТАВ КОРМОВ И РАЦИОН ЖИВОТНЫХ

Одновременно с исследованием пастбищ бассейна р. Бикада детально изучались кормовая флора и состав рациона овцебыка. Основные данные получены во время многолетних наблюдений за выпасом стад животных в разные сезоны года и в разных биотопах, при весенне-летнем воспитании осиротевшего теленка на стационаре, анализе содержимого рубцов взрослых особей, отстрелянных для научных целей, а также погибших от разных причин.

Кормовая флора овцебыка на огороженной территории выпаса насчитывала 73 вида сосудистых растений, что составляло лишь 36% от всей флоры долины Бикады (202 вида). Из них 18 видов (25%) являлись основными, 37 (45%) — второстепенными и 22 (30%) — редко поедаемыми растениями (Рапота, 1979). По нашим наблюдениям, при дефиците пастбищной территории в загонах овцебыки

Таблица 40

Кормовые виды сосудистых растений во флоре района Бикады (по данным В.В. Рапоты, 1981, с изменениями)

Семейства	Общее количество видов	Количество поедаемых видов		Степень использования, %
		основные	второстепенные	
Злаковые	35	6	29	100
Осоковые	16	4	12	100
Бобовые	11	4	7	100
Ивовые	7	5	2	100
Норичниковые	10	2	4	60
Розоцветные	10	2	3	50
Гречишные	6	2	3	83
Итого	95	25	60	—
Остальные 27 семейств	135	0	22	—
Всего	230	25	82	—

довольно полно использовали весь набор кормовых растений, что приводило к заметному стравливанию зимой и летом отдельных участков пастбищ. С осени наблюдалось поедание даже отдельных видов лишайников и гипновых мхов.

Последующими исследованиями (Рапота, 1981) из 230 видов сосудистых растений, выявленных для всего бассейна Бикады, к кормовой флоре овцебыка отнесено уже 107 видов (46,5%), из них 25 (около 11%) — к основным (табл. 40). По нашим данным, список главных кормовых видов значительно шире. Из 34 семейств флоры Бикады наибольшее кормовое значение имеют только 4 семейства: злаковые, осоковые, бобовые и ивовые, заключающие в себе 76% основных кормовых видов. На ведущее положение отмеченных семейств в питании овцебыка указывают также зарубежные исследователи Канады, Аляски, Гренландии (Tener, 1965; Lent, 1974; Wilkinson et al., 1976; Thing, 1984; Thing et al., 1984; Klein, 1986; Klein, Bay, 1990 и др.).

Наблюдения В.В. Рапоты (1981) за поедаемостью растений показали, что из 25 основных кормовых видов только 6 (Eriophorum angustifolium, Carex arctisibirica, C.stans, Salix pulchra, S.reptans, S.arctica) составляют более половины (примерно 65%) годового рациона овцебыка. Около 30% рациона приходится на долю остальных 19 кормовых видов и только 5% рациона — на второстепенные кормовые виды (82 таксона). Однако последняя группа представляет ценность не столько общим запасом фитомассы, сколько разнообразием своего качественного состава.

Во время воспитания на стационаре теленка овцебыка Нэтти с 5-дневного до 2-месячного возраста (июнь — июль 1988 г.) мы проследили за его питанием подножным кормом по южным береговым склонам р. Бикада с богатым видовым составом цветковых растений (табл. 41). Ежедневные выходы с теленком на пастбища позволили собрать гербарий и определить видовой состав кормов, а также сроки и степень поедания тех или иных видов растений (рис. 34). Первое, что самочка Нэтти взяла самостоятельно из подножного корма до появления зелени — это насыщенные влагой нижние части гипнового мха (Rhytidium rugosum) и аналогичные части четырех видов лишайников, в том числе двух из рода Cetraria. К нашему удивлению, этот корм позволил на

Таблица 41

Растения, поедаемые теленком овцебыка весной и летом 1988 г.

Виды растений	Июнь	Июль	Оценка степени	
			поедания	скусывания
Лишайники				
Dactylia arctica	+	—	Удовлетворительное	Все части
Cetraria nivalis	+	—	То же	–"–
Cetraria cucullata	+	—	–"–	–"–
Stereocaulon alpinum	+	—	–"–	–"–
Мхи				
Rhytidum rugosum	+	—	–"–	Отмершие части
Сосудистые				
Дриада точечная (Dryas punctata)	+	+	Активное	Цветы и листья
Остролодочник чернеющий (Oxytropis nigrescens)	+	+	–"–	–"–
Остролодочник грязный (O. sordida)	—	+	Изредка	–"–
Новосиверсия ледяная (Novosiversia glacialis)	+	—	Активное	Цветы
Астрагал зонтичный (Astragalus umbellatus)	+	+	–"–	Соцветия
Астрагал альпийский (A. subpolaris)	+	+	–"–	–"–
Мытник Эдера (Pedicularis oederi)	+	+	–"–	–"–
Мытник шерстистопыльный (P. dasyantha)	+	+	Удовлетворительное	–"–
Мытник головчатый (P. capitata)	—	+	Активное	–"–
Мытник лапландский (P. lapponica)	—	+	–"–	–"–
Пушица узколистная (Eriophorum angustifolium)	+	+	–"–	–"–
Звездчатка стебельчатая (Stellaria peduncularis)	+	—	–"–	–"–
Полынь северная (Artemisia borealis)	+	—	–"–	–"–
Трищетинник сибирский (Trisetum sibiricum)	+	—	–"–	–"–
Валериана головчатая (Valeriana capitata)	+	+	–"–	Соцветия
Ива ползучая (Salix reptans)	+	—	–"–	Соцветия и листья
Ива шерстистая (S. lanata)	+	—	–"–	–"–
Ива красивая (S. pulchra)	+	—	–"–	–"–
Кисличник двупестичный (Oxyria digina)	—	+	–"–	–"–
Лаготис малый (Lagotis minor)	—	+	–"–	Все растение
Лютик северный (Ranunculus borealis)	—	+	–"–	Цветы
Копеечник арктический (Hedysarum arcticum)	—	+	–"–	Верхние побеги
Армерия арктическая (Armeria arctica)	—	+	–"–	–"–
Камнеломка болотная (Saxifraga hirculus)	—	+	–"–	Соцветия
Незабудка азиатская (Myosotis asiatica)	—	+	–"–	–"–
Мак подушковидный (Papaver pulvinatum)	—	+	–"–	–"–
Ллодия поздняя (Lloydia serotina)	—	+	–"–	Верхние части
Горец живородящий (Polygonum viviparum)	—	+	Удовлетворительное	Соцветия
Горец змеиный (P. ellipticum)	—	+	Изредка	–"–
Синюха северная (Polemonium boreale)	—	+	Удовлетворительное	–"–
Крестовник резедолистный (Senecio resedifolius)	—	+	То же	–"–
Ясколка большая (Cerastium maximum)	—	+	–"–	–"–
Толстореберник альпийский (Pachypleurum alpinum)	—	+	–"–	–"–
Антеннария мохнатая (Antennaria villifera)	—	+	–"–	–"–
Хвощ северный (Equisetum arvense (boreale)	—	+	–"–	Верхние части
Нардосмия Гмелина (Nardosmia gmelinii)	+	—	Случайно	Соцветия
Лисохвост альпийский (Alopecurus alpinus)	—	+	–"–	Верхние части
Крупка волосистая (Draba pilosa)	—	+	–"–	Соцветия
Полынь Тилезиуса (Artemisia tilesii)	—	+	–"–	Верхние побеги
Паррия голостебельная (Parrya nudicaulis)	+	—	Удовлетворительное	Соцветия



Рис. 34. Самочка Нэтти на выпасе в районе стационара "Бикада". Июнь 1988 г.

вторые сутки выпаса ликвидировать сильнейшее расстройство желудочно-кишечного тракта, возникшее при начальном кормлении молочной смесью из сухого коровьего молока с добавлением витаминов и закрепляющих веществ. Заметим, что в содержимом желудка теленка овцебыка, погибшего в мае 1984 г., кроме фракций травянистых растений (31,7%), кустарников и кустарничков (53,6%) были обнаружены и гипновые мхи (13,1%). Их поедание, по нашим оценкам, не является случайным.

С началом вегетации растительности (середина июня) самочка Нэтти перешла на питание цветущими побегами разнотравья (новосиверсия ледяная, остролодочник чернеющий, астрагал зонтичный, мытник Эдера, дриада точечная), а также соцветиями (сережками) и завязями листьев трех видов ив (красивой, ползучей и шерстистой). В это время и в стадах овцебыков особи активно скусывали верхние побеги тех же видов ив. В течение второй половины июня месячный теленок потреблял 17 видов сосудистых растений, а в июле и первой декаде августа — 31 вид. За весну и лето рацион теленка включал 40 видов кормовых растений. В июне излюбленным кормом были 13 видов, в июле — начале августа — 24, или 60% от общего набора потребляемых кормов. В стадах овцебыков видовой состав кормовых растений летом был значительно богаче.

Летом суточный рацион теленка отличался большим набором разнотравья, особенно бобовых. За одну фазу пастьбы (1,5–2 ч) в июле 1,5–2- месячная самочка на замкнутом маршруте (2–3 км) по береговым склонам Бикады в сопровождении человека потребляла 2500–3000 г зеленого корма, наполняла рубец желудка полностью. К концу пастьбы Нэтти становилась вялой и возвращалась с маршрута к месту отдыха без игривого настроения, быстро ложилась. За сутки она кормилась около 10–11 раз и столько же отдыхала, затрачивая на отдых в 2 раза больше времени. Ее суточный прирост составлял в среднем 462,5 г, максимум — 814,3 г. За 2 мес масса теленка увеличилась с 12,2 до 41,8 кг. По размеру он был несколько меньше своих сверстников в стадах, ибо рос без материнского молока. Тем не менее, даже при условии одиночного воспитания и раннего прекращения молочных добавок (с второй декады июля) набор тундровых кормовых растений обеспечивал вполне нормальное развитие детеныша. Каждый новый вид растения самочка брала в рот осторожно, неоднократно и глубоко обнюхивала его, а потом хорошо разжевывала. При обилии цветущих побегов разнотравья она почти не употребляла более грубый корм из осок и злаков, если ее выводили на такие лужайки. С попаданием детеныша в ближайшее стадо в конце первой декады августа, ему пришлось привыкать к грубому корму, поедаемому активно по сырым низинам его сверстниками.

Состав суточного рациона животных зависит от сезона и места выпаса. Об этом можно судить по данным анализа проб содержимого рубца животных, добытых или погибших в разные сезоны. Так, в содержимом рубца взрослой самки, выпасавшейся на гигрофитной луговине осенью (сентябрь 1976 г.), преобладали травянистые растения: осоки, пушицы, злаки (85,7%). Грубые ветошные корма составляли лишь 10,3%. В зимний сезон (апрель 1984 г.) в рубце желудка

Таблица 42

Состав кормовых фракций содержимого рубца овцебыков, %

Фракции кормов	Самка 3,5 года, сентябрь 1976 г	Самка 11 лет, апрель 1984 г.	Самец 7 лет, май 1988 г.	Самец 6 лет, май 1988 г
Травянистые растения, всего	85,7	70,8–71,0	47,0	67,4
В том числе				
преобладающие	Осоки — 40,9, пушицы — 24,9, злаки — 19,4	Ветошь однодольных	Ветошь однодольных, остролодочник	Ветошь однодольных, остролодочник — 19,7, зеленые части осок — 9,4
присутствие	Разнотравье — 0,5	—	Зеленые части осок	—
Кустарники и кустарнички, всего	10,3	16,8–17,0	52,0	25,9
В том числе				
преобладающие	Стебли ивы красивой — 5,3, листья ив — 4,3	Ветки ив — 8,0	Ветки ивы красивой	Ветки ивы красивой
присутствие	Дриада — 0,7	Ерник — 1,0, дриада	Дриада	Дриада
Лишайники	1,6	—	—	6,5
Гипновые мхи	2,4	12,0–12,4	1,0	0,2

старой самки (11 лет), выпасавшейся на обычных низкоивняковых осоково-моховых тундрах, также преобладали травянистые растения — ветошь однодольных, а из кустарников — ветки ив (табл. 42). В значительном количестве отмечены в рубце гипновые мхи (до 12%).

В предвесеннее время (май 1988 г.) у двух взрослых самцов в рубцовом содержимом зарегистрировано несколько иное соотношение кормовых фракций. Первый бык выпасался на склонах и у подножий гор. В содержимом его желудка травянистые и веточные корма составляли примерно равные пропорции. В травянистой фракции кормов преобладали ветошь однодольных (осоки), остролодочник чернеющий, в веточной фракции — ветки ивы красивой. Отмечено присутствие мхов. Второй бык выпасался в горах на щебнистой дриадово-кассиопеево-лишайниковой тундре. В содержимом рубца преобладали травянистые корма (67,4%), из них остролодочник чернеющий составил 19,7%, зеленые части осок — 9,7. Вероятно, остролодочник чернеющий — один из основных кормовых видов растений овцебыка в горных щебнистых тундрах. Оба самца имели относительно хорошую упитанность, на почках, брыжейке отмечены жировые прослойки. Первый выпасался в паре с другим самцом, второй — в небольшом стаде. У первого масса тела больше, упитанность лучше, чем у второго. В суточном рационе второго самца отмечена довольно высокая доля лишайников, что характерно для животных, пасущихся на щебнистых тундрах. По нашим наблюдениям, гипновые зеленые мхи и лишайники не являются случайным кормом овцебыка. Их поедание необходимо не только для наполнения объема рубца (низкопитательные мхи), но и для качественного разнообразия пищи (ягели с высоким содержанием протеина). Для сравнения укажем, что на Земле Пири в Северной Гренландии в зимнем и предвесеннем рационе овцебыков доминируют, как и на Таймыре, травянистые растения (до 60% содержимого рубца). На Земле Джеймсона Восточной Гренландии, на северо-востоке Аляски эти животные используют зимой больше ив, чем граминоидов, поскольку биомасса первых в данных районах больше и доступнее (Klein, Bay, 1990).

Пастбищные сезоны характеризуются различным составом рациона овцебыков. В зимний и весенний периоды животные находятся на плакорных малоснежных участках — на макросклонах, увалистых возвышенностях, щебнистых сопках и грядах с обедненным видовым составом кормов. В летний и осенний периоды звери выпасаются на сырых низинных тундрах и луговинах, пойменных болотах с более богатым набором кормовой флоры.

В весенний сезон (июнь) большую часть рациона зверей составляют ветошь однодольных и верхушки побегов ив с распускающимися почками. До начала половодья активно используется кустарничек — дриада точечная. Малая питательность этого вида компенсируется наличием зимнезеленых побегов, обилием и доступностью: дриада приурочена в основном к малоснежным местам. Середина весеннего сезона характеризуется интенсивным таянием снега и появлением первой зелени. Усиливаются вегетационные процессы у пушицы узколистной и осоки арктосибирской. Набухают листовые почки у ивы ползучей, начинают распускаться цветочные почки (сережки) у ив красивой, шерстистой, арктической. На южных склонах зацветает новосиверсия ледяная. Весь этот

Таблица 43

Основные виды сосудистых растений, поедаемых овцебыками в разные сезоны выпаса

Кормовые растения	Весна	Лето	Осень	Зима
Осоковые				
Осока прямостоячая (Carex stans)	+	+	+	+
Осока арктосибирская (C. arctisibirica)	+	+	+	+
Пушица узколистная (Eriophorum angustifolium)	+	+	+	+
Пушица Шейхцера (E. scheuchzeri)	+	+	+	+
Пушица средняя (E. medium)	+	+	+	+
Злаковые				
Арктагростис широколистый (Arctagrostis latifolia)	—	—	+	+
Арктофила рыжеватая (Arctophila fulva)	—	+	+	—
Дюпонция Фишера (Dupontia fisheri)	—	+	+	—
Лисохвост альпийский (Alopecurus alpinus)	—	+	+	—
Мятлики (Poa arctica, P. alpigena)	+	++	++	++
Щучки (Deschampsia borealis, D. caespitosa)	—	++	++	—
Бобовые				
Остролодочники (Oxytropis), 3 вида	++	+++	+++	++
Астрагалы (Astragalus), 3 вида	+	+++	+++	—
Копеечник арктический (Hedysarum arcticum)	—	+	+	—
Ивовые				
Ива красивая (Salix pulchra)	+	+	+	+
Ива арктическая (S. arctica)	+	+	+	+
Ива полярная (S. polaris)	—	+	+	+
Ива ползучая (S. reptans)	+	+	—	—
Ива шерстистая (S. lanata)	+	+	+	+
Ива монетовидная (S. nummularia)	—	+	+	+
Другие семейства				
Новосиверсия ледяная (Novosiversia glacialis)	+	—	—	—
Дриада точечная (Dryas punctata)	+	—	+	+
Лаготис малый (Lagotis minor)	—	+	—	—
Мытники (Pedicularis), 3 вида	—	+++	—	—
Полынь Тилезиуса (Artemisia tilesii)	+	+	—	—
Крестовник арктический (Senecio arcticus)	—	+	—	—
Кисличник двупестичный (Oxyria digyna)	+	+	+	—
Щавель злаколистный (Rumex graminifolius)	+	+	+	—
Валериана головчатая (Valeriana capitata)	—	+	—	—
Горец живородящий (Polygonum viviparum)	—	+	—	—
Ожика снежная (Luzula nivalis)	—	+	—	—
Хвощ северный (Equisetum arvense (boreale)	—	+	—	—
Некоторые другие виды, количество	5	6	4	4
Итого	23	43	32	20

корм используется овцебыками. На возвышенных разнотравно-дриадовых бугорковых тундрах (тип V-A) излюбленными кормами являются бобовые (остролодочник Миддендорфа и астрагал альпийский), характеризующиеся высокой питательностью. Здесь же звери поедают и другие виды травянистых растений: щавель злаколистный, кисличник двухстолбчатый, горец живородящий, соссюрею альпийскую, ллодию позднюю, полынь северную, тонконог азиатский, трищетинник сибирский, мятлик высокогорный (Рапота, 1979). По нашим данным, весенний рацион овцебыков состоит из 23 основных кормовых видов растений, относящихся к осоковым, злаковым, ивовым, бобовым и разнотравью (табл. 43).

Этот набор кормов нельзя считать достаточно богатым и доступным, поэтому животные испытывают голод и снижают массу тела.

Летний рацион овцебыков (июль — первая половина августа) наиболее разнообразен по составу и качеству кормовых растений — 43 вида. Основу его составляет луговая и кустарниковая растительность. Излюбленным местом выпаса животных служат днища ручьев и оврагов, котловины вытекших озер, поймы рек. Посещают они и болотно-тундровые комплексы. Рацион зверей состоит из осок, пушиц, злаков, бобовых и богатого разнотравья. Отмечено, что наиболее активно поедаются цветущие побеги разнотравья, обладающие, по-видимому, наибольшей питательностью. Широко используются на корм верхние побеги ив красивой, арктической, полярной. Во время летнего выпаса овцебыки используют пастбища выборочно, активно поедая одни и игнорируя другие виды. Например, при описании в 1989 г. только что покинутой животными разнотравно-дриадово-моховой тундры на коренном берегу в низовьях Бикады обнаружено, что из всего обилия произрастающих здесь растений сильно потравлены только мытники Эдера и мутовчатый, астрагал зонтичный, ива арктическая и полынь северная. Еще 10 видов потравлены слабо, хотя обилие их было не меньше первых пяти (Поспелова, 1990, неопубликованные материалы).

Вытекшее озеро в районе стационара “Бикада” с начала периода вольного обитания овцебыков является постоянным летним пастбищем, куда регулярно возвращаются стада с мест зимовок из предгорьев. Их привлекает высокое обилие ценных летних кормов — арктофилы рыжеватой, крестовника арктического, мятликов, лисохвоста альпийского и др. Биомасса летних кормов достигает здесь 10–12 ц/га. Ежегодно в августе — сентябре на вытекшем озере проводят нагул несколько стад, используя всю площадь котловины — около 100 га.

Степень стравливания растительности и потребления отдельных видов изучала полевая группа Е.Б. Поспеловой в августе 1982 г. на учетной площадке размером 100 $м^2$, заложенной в южной части котловины. В день учета несколько севернее выпасалось стадо из 28 особей. На площадке зарегистрированы 17 видов сосудистых растений, покрытие которыми с учетом стравленной части составляло около 25% (на неиспользованных аналогичных участках оно достигало 60-70%). Наибольшая степень стравливания отмечена для арктофилы, крестовника, осоки прямостоячей, пушицы Шейхцера, дюпонции. Сравнение биомассы чистых и потравленных куртин арктофилы и крестовника показало, что в среднем стравленность их достигает 33 и 38% соответственно, или, в переводе на единицу площади чистых куртин, 20–30 ц/га сырой массы. Таким образом, потребленная животными биомасса на этих пастбищах очень велика. Расчеты показывают, что в течение августа овцебыки использовали почти 15 т сырой биомассы арктофилы, не считая других видов, которые поедались не менее активно. Следует отметить, что за почти десятилетний цикл наблюдений геоботаниками не отмечено никаких случаев пастбищной дигрессии растительности на вытекшем озере, напротив, у поврежденных куртин злаков усилилось дополнительное побегообразование и формирование мощных густых дернин.

Осенний сезон (вторая половина августа и сентябрь) характеризуется значительным сокращением набора кормовых растений овцебыка по сравне-

нию с летом — с 43 до 32 видов. Осенью продолжает играть большую роль растительность влажных луговин и болотно-тундровых комплексов. Животные выбирают сырые участки, где растения сохраняются еще в зеленом виде: осока прямостоячая, пушица узколистная, арктофила рыжеватая. Из бобовых остролодочник Миддендорфа и астрагал зонтичный после заморозков также не теряют зеленой окраски (Рапота, 1979). С выпадением снега значительную часть суточного рациона составляют грубые тундровые корма · отмершие листья и молодые побеги ив, ветошь однодольных. Осенью усиленный нагул животных продолжается на продуктивных участках пастбищ.

Зимний сезон выпаса (октябрь — май) отличается от других сезонов наименьшим набором кормовых растений — около 20 видов. В начале зимы основным кормом овцебыка является отмершая растительность луговин и болотных мочажин, которую животные добывают из-под рыхлого снега, разгребая его мордой. Основные кормовые растения здесь — осока прямостоячая и пушица узколистная. Нижние части этих растений сохраняются в зеленом состоянии (15–20% общей массы). Это увеличивает их питательную ценность. Зимой овцебыки охотно поедают и молодые побеги ряда видов ив. С увеличением глубины снежного покрова на луговинах и мочажинах животные чаще выпасаются на осоковых и низкоивняковых тундрах. В суточном рационе увеличивается содержание тундровых кормов: ветошь однодольных, стебли ивы красивой, дриада, ягель (Рапота, 1979).

В разгар зимы (ноябрь — март) основными пастбищами овцебыков являются низкоивняковые осоково-моховые бугорковатые тундры (тип IV). Их достоинство заключается в относительном обилии высокопитательных кормов под защитой развитого мохового покрова: тонкие побеги ив красивой и полярной, зелень, ветошь, корневища осок и пушиц. На малоснежных участках овцебык активно использует в корм зимнезеленые побеги обильно представленной дриады точечной. На пятнистых и щебнистых тундрах им поедается несколько видов лишайников.

В конце зимы (май) в тундрах появляются первые проталины, при наступлении полярного дня и солнечных дней образуются на южных прогреваемых склонах снежные парнички, где под тонкой ледяной коркой происходит ранняя вегетация осоки арктосибирской и пушицы узколистной. Однако основу рациона овцебыка в этот период составляет все же ветошь однодольных: веточный корм ив красивой, арктической, монетовидной. За долгий зимний период в силу недостаточного питания и жесткости погоды у животных постепенно снижается масса тела, к концу его многие особи выглядят очень тощими.

В течение всего года основным кормом овцебыка служат около 45 видов сосудистых растений. Круглогодично используются такие виды, как пушицы узколистная, средняя, Шейхцера, осоки прямостоячая и арктосибирская, ивы красивая, арктическая, шерстистая. Летом большую роль в питании играют злаки и разнотравье, зимой — дриада, ветошь и прикорневая зелень осок и пушиц, стебли ив. Любимым кормом овцебыка во все сезоны года является ива красивая (рис. 35). Из кустарников этот вид занимает главенствующее положение в рационе животных как на северо-востоке Таймыра, так и на северо-востоке Аляски (Robus, 1984; Klein, 1986; Якушкин, 1982; Поспелова, 1989).



Рис. 35. Ива красивая (Salix pulchra) — любимый корм овцебыков во все сезоны выпаса

Кормовые растения, потребляемые овцебыками, характеризуются богатым содержанием витаминов, белков, углеводов. Так, в листве кустарников сырой протеин составляет 15–25%, в разнотравье — 14–26. В кормах также зарегистрировано значительное содержание зольных элементов, азота, жира, клетчатки, макро- и микроэлементов (табл. 44). Отмечен относительно высокий уровень содержания в растениях кальция, калия, фосфора, натрия. Летний корм овцебыка отличается более высокой калорийностью по сравнению

Таблица 44

Химический анализ проб содержимого рубцов и экскрементов овцебыков зимнего и летнего сезона выпаса, %

Показатели	Гигроскопическая влага	Зола	Жир	Азот	Клетчатка	Ca	P	K	Na	Mg	Каротин, мг %
					Самка взрослая, апрель 1984 г.						
Содержимое рубца	4,87	10,75	5,32	1,45	20,61	0,81	0,61	0,85	0,93	0,32	0,41
Экскременты	5,12	12,94	3,8	1,84	15,19	0,83	0,71	0,29	0,66	0,24	—
					Самцы взрослые, май 1988 г.						
Содержимое рубца											
первого самца	8,13	9,43	4,67	2,07	33,21	1,08	0,67	0,69	1,1	0,15	Не опред.
второго самца	9,41	11.35	3,04	2,23	31,2	1,19	0,86	1,04	1,44	0,08	То же
Экскременты											
первого самца	8,29	11,89	3,51	1,95	23,89	2,48	0,59	0,69	0,32	0,22	—
					Самцы взрослые, июль — август 1978 г.						
Содержимое рубца											
первого самца	5,89	14,92	7,81	3,44	Не опред.	1,62	1,75	2,62	7,81	Не опред.	9,89
второго самца	7,19	24,14	9,62	3,42	То же	1,67	1,73	5,03	9,62	То же	11,39

Таблица 45

Содержание микроэлементов в растениях, содержимом рубца и экскрементах овцебыков

Пробы	Fe	Cu	Co	Mg	Zn	S, %	Cl, %
	мг/кг						
Растения, лето							
ива красивая	100,0	5,0	0,9	544,6	Не опред.		
ива арктическая	600,0	5,0	0,37	103,5	–"–		
ива ползучая	80,0	7,0	0,035	195,0	–"–		
дриада точечная	606,0	5,0	0,37	103,0	–"–		
осока арктосибирская	Не опред.	8,0	1,07	654,6	–"–		
пушица узколистная	170,0	1,36	0	1250,0	–"–		
остролодочник грязноватый	773,3	6,16	Не опред.	120,0	–"–		
Содержимое рубца, зима							
овцебык №1	1004,8	23,47	0,73	172,6	253,0	0,172	0,44
овцебык №2	858,9	6,8	0,2	135,0	111,0	0,134	0,65
Экскременты (овцебык №1)	1709	7,0	1,02	24,0	88,0	0,215	0,77

с зимним. Многие столь необходимые питательные вещества — гликоген, жир и др. — накапливаются в органах и тканях животного (печень, мышцы, подкожная клетчатка, брыжейка и др.). Зимой организм животного в большом объеме расщепляет клетчатку грубого корма, расходует жировые запасы, соли натрия и калия. Поэтому в экскрементах животного содержание этих макроэлементов резко сокращается. К весне и лету звери испытывают резкий недостаток натриевых солей. В рубце овцебыков отмечен значительный уровень клетчатки (целлюлозы) и довольно низкое содержание азота, что подтверждает высокую адаптацию овцебыков к тундровым пастбищам (Staaland et al., 1995).

В зольном составе кормовых растений, многие из которых овцебык поедает круглогодично, среди микроэлементов доминируют железо и марганец, намного меньше содержится меди и кобальта. Такое соотношение обусловлено наличием этих элементов в почвообразующих породах и почвах (Васильевская, 1980). В содержимом рубца животных железо и марганец также отмечены в больших количествах (табл. 45). Однако больше всего в органах и тканях зверей накапливается железа: в селезенке — 5318,17, печени — 512,26, коже — 520,5 мг/кг. В тканях и органах в относительно больших количествах содержится цинк и медь, которые также поступают в организм с растительной пищей. Содержание всех указанных микроэлементов в экскрементах зверя свидетельствует о том, что он обеспечен ими в достатке, вероятно, в течение всего года.

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Известно, что копытные и другие виды животных охотно посещают места с выходом солонцовых горизонтов почв на дневную поверхность. Стремление к поеданию солонцовых почв связано, видимо, со снижением адаптивных возможностей и нарушением в организме водно-солевого равновесия, и потому животные нуждаются в притоке ряда химических элементов и их производных. Опыты американских исследователей по скармливанию

диким животным в естественных условиях 22 разновидностей растворимых в воде солей показали, что звери предпочитают исключительно соли натрия, особенно бикарбонат натрия ($NaHCO_3$), а когда он отсутствует, то хлористый ($NaCl$), иодистый и фосфорнокислый натрий (Паничев, 1985).

В период содержания овцебыков на огороженных пастбищах и в первые годы обитания их в естественных условиях (1974–1981 гг.), нами в 4–5 местах на береговых ярах и сопках р. Бикада выкладывалась комковая соль-лизунец, которая в неочищенном виде имела, кроме хлористого натрия, примеси других макро- и микроэлементов. Животные регулярно и охотно посещали весной и летом такие искусственные солонцы, грызли куски соли, а после растворения их остатков — почву. Поедая землю, они оставляли в ней большие лунки. В 1982 г. на береговых ярах старого русла Бикады был обследован зверовой солонец, устроенный в 1980 г. Он располагался на верхней части сухого трещинновато-кустарничково-разнотравного склона. Почва представлена здесь темно-серой супесью. На площади 0,1 га мы насчитали 34 земляные лунки, их средняя площадь — 0,36 $м^2$ (0,05–1,66), глубина — 14,7 см (8–24). За 3 весенне-летних сезона (июнь — август) 30–35 овцебыков съели около 1,8 $м^3$ почвенного грунта. Подобные лунки, но в меньшем количестве были отмечены и на других устроенных людьми солонцах (Якушкин, Орлов, 1986).

С ростом поголовья овцебыков и истощением искусственных солонцов животные начали посещать места с естественным выходом на дневную поверхность солонцовых горизонтов почв. Они обнажаются в результате солифлюкции задернованного верхнего слоя в понижениях и распадках в период теплых летних дождей. Солонцовые горизонты отмечены также на глинистых ярах и камовых образованиях. В низовьях Бикады на 12-километровом отрезке береговой линии нами зарегистрировано 6 естественных зверовых солонцов.

По данным В.Д. Васильевской (1980), отдельные виды растений Таймыра имеют высокий уровень содержания кальция (до 1%), калия (1–2%), кремния (0,4–1%), магния (0,2–0,6%), азота (0,3–0,5%). Что касается солей натрия, то в кустарничках и осоковых их содержание не превышает 0,002–0,03%. В них-то и нуждаются в весенне-летний период овцебыки, и восполняют их дефицит на естественных солонцах, поедая почву.

В августе 1984 г. нами обследован один зверовой солонец в ложе мелкого ручья по правому берегу в низовьях Бикады. Необходимо было выяснить: действительно ли в верхнем горизонте почв данного участка преобладают соли натрия и других элементов, их анионы и катионы? С этой целью проведены анализы водной вытяжки проб почв со зверового солонца и фоновой тундры (табл. 46, 47). Анализы проведены в лаборатории кафедры палеографии географического факультета МГУ и лаборатории агрозоотехнического анализа НИИСХ Крайнего Севера.

На поверхности зверового солонца (10x10 м) растительности нет. Верхний глинистый горизонт (0–0,5 см) — очень плотная сухая корка (в дождь скользкая) общего серовато-фиолетового цвета с серебристо-розоватым налетом сверху — выцветами соли. Этот налет имеет слегка сладковатый вкус.

Таблица 46

Наличие натрия и других химических элементов в водной вытяжке проб фоновой почвы и зверового солонца

Почвенный горизонт	Глубина, см	Содержание, мг/кг пробы					
		Na	K	Cu	Zn	Ca	Mg
		Фоновая почва, проба 301-б					
A_0	0–2	29,0	325	3,85	22,5	4639	>1000
A_1	2–8	16	140	3,45	7,5	2140	530
B	8–33	30,0	70	4,1	5,25	1640	456
C	33–35	20,5	110	4,2	7,75	3510	>1000
		Зверовой солонец, проба 12					
I	0–0,5	1700	245	3,9	7,75	4080	>1000
II	0,5–10	710	120	5,4	9,0	3960	>1000
III	10–20	545	85	5,25	8,75	4000	>1000

Таблица 47

Анионный и катионный состав солей водной вытяжки проб фоновой почвы и зверового солонца, мг-экв/100 г почвы

Образец пробы	Анионы			Катионы			
	HCO_4	Cl	SO_4^2	Ca^{2+}	Mg^{2+}	K^+	Na^+
Глина фоновой почвы	0,16	Следы	Следы	0,08	0,04	0,05	0.002
Зверовой солонец	120.42	0,6545	1,1555	0,875	0,4	0,0849	0,8696

Второй горизонт (5–10 см) — самый тяжелый суглинок, увлажненный, плотный. Третий горизонт (10–20 см) — темно-серая глина (см. табл. 46). Пробы фоновой почвы взяты на склоне бугорковой тундры, примыкающей к распадку со зверовым солонцом. Растительность представлена разнотравно-кустарничково-моховым типом тундр. В почвенном разрезе (301-б) были вскрыты 4 горизонта от 0–2 до 33–55 см глубиной. Анализ проб почвы с двух участков показал преобладание натрия во всех трех горизонтах зверового солонца по сравнению с горизонтами фоновой почвы. В верхнем слое это превышение было почти 60-кратным (Якушкин, Орлов, 1986). По-видимому, солонцеватость связана с наличием морских суглинков и глин в почвообразующей породе. На окружающей территории морские глины покрыты более молодыми геологическими образованиями, а в русле водотока они оказались на поверхности. Что касается других химических элементов — калия, меди, цинка, кальция и магния, то содержание их в почве двух участков не имеет больших различий. Отмечено большое наличие кальция, магния и отчасти калия. В табл. 47 анионы представлены бикарбонат-ионом, хлорид-ионом и сульфат-ионом, а катионы — ионами кальция, магния, калия и натрия. Их преобладание на зверовом солонце также четко выражено по сравнению с фоновой почвой. Многие из этих солей играют важную роль в регуляции ионного равновесия в пищеварительном тракте животного, причем по сравнению с “чистыми” солями натрия их действие чрезвычайно важно для сохранения водно-солевого равновесия в организме в целом (Паничев, 1985).

За рубежом исследование почв зверовых солонцов овцебыка проведено Д. Кляйном и Х. Тингом (1989) на Земле Джеймсона в Восточной Гренлан-

дии. Ими также установлено преобладание солей натрия на солонце по сравнению с фоновой почвой.

Посещение овцебыками естественных солонцов наблюдается в бесснежный период — с июля по сентябрь, чаще — в августе, до начала активного гона. В низовьях Бикады, где больше всего зверовых солонцов, появление на них стад отмечается регулярно. В отдельные дни лета с базы стационара можно увидеть на таких точках сразу несколько стад. Порой одно из них, насытившись минеральным кормом, уходит в тундру, а через некоторое время появляется другое. Отмечены случаи объединения на одном солонце 2–3 стад. Ведут стада к солонцам взрослые лактирующие самки-лидеры. В первые минуты звери на солонце очень активны, игривы, потом успокаиваются, начинают поедать минеральный корм. Все особи — от взрослых до телят — слизывают налет и грызут сырую глину (рис. 36, 37). Телята насыщаются быстрее взрослых, тут же отдыхают или затевают игры. Во время нашей прогулки на солонец с теленком Нэтти насыщение ее минеральным кормом происходило в течение часа. Долго, иногда несколько часов, находятся на солонцах взрослые самки и самцы. Им требуется значительно больше минерального корма, чем молодняку, особенно перед гоном. После насыщения звери постепенно выходят на сухие обдуваемые бровки, ложатся на отдых или сразу же уходят пастись в тундру. Каждое стадо летом бывает на солонце не реже одного раза в неделю. Порой то или иное стадо находится в окрестностях солонца несколько дней и регулярно возвращается к нему. На солонцах береговых глинистых яров звери оставляют в июле очень много линялого пуха.

Наглядную картину о поведении стада овцебыков на солонце можно получить при многочасовом наблюдении за ним. Вот одно из таких наблюдений, проведенное 22 августа 1987 г. за крупным гаремным стадом на солонце камового образования (овальная впадина с глинистыми островерхими конусами внутри) на крутом склоне ручья. В стаде было 52 особи, в том числе 18 взрослых самок, 16 телят, 10 годовиков, 7 молодых особей и гаремный самец-доминант. Наблюдение велось с расстояния 100 м от стада в течение



Рис. 36. Овцебыки на глинистом яру — солонце. Начало июля



Рис. 37. Следы резцов на солонце

12 ч, с 6.40 до 18.40, в том числе 1,5 ч в момент нахождения его на солонце. Было зафиксировано следующее:

8.35 — стадо пришло на солонец, рассредоточилось; судя по поведению, оно появилось здесь не в первый раз; началось поедание минерального корма;

9.00 — звери активно продолжают поедать сырую глину, отдельные телята уже насытились, начали игру; гаремный самец занял господствующую сопку, прогнал с нее молодого самца; несколько самок чистят морды, бока, зады о кочки и бугры;

9.25 — большинство особей продолжают питаться минеральным кормом; лежат на солонце 2 теленка и молодой самец;

9.37 — грызут глину лишь 6 самок из 16, остальные пасутся ниже солонца по ручью;

9.46 — на солонце молодой самец и 3 взрослые самки с гаремным самцом, поедают глину;

10.00 — на солонце осталась лишь одна самка;

10.08 — все звери пасутся в пойме ручья.

Таким образом, за 1 ч 25 мин все особи в стаде насытились минеральным кормом и покинули солонец. Продолжительность нахождения стада на солонце равна фазовому времени его пастьбы летом на зеленом корме.

ПАСТБИЩНОЕ ПОВЕДЕНИЕ, СУТОЧНЫЙ И СЕЗОННЫЙ РИТМ АКТИВНОСТИ ЖИВОТНЫХ

Пастбищное поведение овцебыков зависит от их пространственного размещения, сезона выпаса, качества и доступности кормов. Оно обусловливает ритмику суточной и сезонной деятельности животных. В условиях Таймыра поведенческие реакции зверей, их ритм активности выработались под влиянием новой среды обитания с ее характерными абиотическими и биотическими факторами. Из этих факторов основными служат кормовые и погодные, влияющие на все стороны жизни овцебыков. Погодные условия в высоких широтах не только воздействуют на организм животного, они обусловливают продолжительность безморозного периода, сроки вегетации и величину прироста растительности.

Основные сведения о пастбищном поведении и ритмике активности овцебыков получены в результате многолетних наблюдений во все сезоны года и особенно в период полярного дня (май — август). В первые годы, когда животные обитали на огороженных пастбищах, круглосуточные дежурства у стада проводились и в полярную ночь при полной луне и безоблачном небе. Однако это было связано с большими трудностями, а результаты не всегда получались достоверными. Для наблюдений за овцебыками нами использовались зимой передвижной домик (балок), а летом еще и палатки. Зимой к стаду подъезжали на снегоходах "Буран", летом — на моторных лодках. Во время дежурств старались не шуметь, не делать резких движений, не подходить близко к животным. Из приборов использовали бинокли, секундомеры, рулетки, фотоаппаратуру и др. Запись вели систематически, через 1–5 мин. Особенно были внимательны во время гона и отела животных. Круглосуточные и даже 12-часовые наблюдения у стада зимой — очень тяжелая работа. Вероятно, с этим связана неполнота данных о ритмике активности овцебыков в зимний период по многим зарубежным популяциям.

Цикл суточной активности овцебыков складывается из периодов пастьбы, отдыха, передвижения и стояния и характерен для всех сезонов года. Во время отдыха пища пережевывается. П. Уилкинсон и К. Шэнк (1974) выделяют у овцебыков о. Банкс (Канада) три формы активности, упомянутые выше, кроме стояния. При этом четкое чередование фаз они и другие авторы (Gray, 1973; Jingfors, 1980) отмечают только для периодов выпаса и лежки, что также характерно и для овцебыков Таймыра (Якушкин, 1981). Заметим, что пастьба всегда сопровождается перемещениями животных. Но если стадо передвигается по тундре без выпаса (смена стаций или совершение моциона), то это время выделяется в отдельный тип активности. Некоторые зарубежные авторы, кроме категории передвижения, выделяют еще категорию бега (Klein, Bay, 1990). Однако при спокойной обстановке в тундре это не характерно для стада. Бег галопом возникает при беспокойстве, испуге животных, и об этом надо говорить отдельно, как о категории поведения в конкретный отрезок времени, точно так же, как об игре, гоне и отеле животных.

В стаде овцебыков отмечается большая синхронность деятельности между особями. Однако когда мы говорим "пастьба — отдых", то это не означает 100%-е совпадение деятельности особей в стаде. Животные поднимаются

на пастьбу и ложатся на отдых постепенно, затрачивая на это в каждой фазе разное по продолжительности время. Проходит определенный отрезок времени, прежде чем все стадо приступит к пастьбе или отдыху. Такое поведение характерно для взрослых и молодых особей во все сезоны года. Поведение отдельных особей во время гона (гаремный самец) или отела (самка с новорожденным детенышем) резко отличается от характера активности других особей в стаде (Якушкин, 1981, 1982, 1983б).

Многолетними наблюдениями во все сезоны года подтверждено, что в разных стадах фазы пастьбы и отдыха овцебыков по времени суток, так же как и их продолжительность, как правило, не совпадают. К примеру, 6 июня 1978 г., когда начались круглосуточные наблюдения сразу за двумя стадами по обоим берегам Бикады, стадо № 1 в 14 ч приступило к пастьбе, а стадо № 2 в это время отдыхало. В конце июня — начале июля 1979 г. было проведено 2-суточное наблюдение за одним стадом овцебыков (30 особей), а в последующие дни — ряд дневных многочасовых наблюдений. И в этом случае мы не отметили строгого совпадения фаз пастьбы или отдыха по времени суток (Якушкин, 1981). Эти сведения не противоречат данным других исследователей, в частности из Северо-Восточной Гренландии (Olesen, 1987), что летом между стадами мускусных быков нет синхронности в характере их активности. По нашим материалам, ее нет и в другие сезоны года, как нет единых форм сезонного поведения животных. Четко прослеживается по сезонам года лишь одинаковое число фаз пастьбы и отдыха животных.

Зимний сезон. Разгар арктической зимы, ее середина, — самый трудный, а конец зимы — самый критический период в жизни овцебыков. На Таймыре жесткость погоды, по Бодману, в декабре — марте достигает почти наивысшего балла: 5,4–5,8. Полярная ночь с ноября по первую декаду февраля, пурга с жесткими ветрами, низкие температуры (до –40...–50° С) существенно влияют на активность животных в этот период (Якушкин, 1981). Общий уровень их кормодобывающей деятельности резко снижается по сравнению с бесснежным периодом, что, очевидно, связано с экономией энергоресурсов организма.

Присущая данному виду стадная организация позволяет особям легче выжить в суровых условиях среды. Животные выпасаются, как правило, на малоснежных участках с невысокой плотностью снега, даже если эти пастбища малопродуктивны (Кацарский и др., 1982). По многочисленным измерениям за ряд лет, высота снежного покрова в местах выпаса (у кормовых лунок) в 2 раза меньше, чем по всему профилю измерений, соответственно 16 и 33 см. На всей площади доступных пастбищ высота снега составляет 21 см при плотности 0,20–0,33 г/см^3.

Зверь добывает корм путем разгребания снега мордой или копытом. Он наносит 2–3 удара по насту то левым, то правым копытом, поедает корм, затем делает несколько шагов. К примеру, взрослая самка в стаде за 22 мин пастьбы 27 апреля 1985 г. на ровном малоснежном участке долины р. Июньская сделала 18 ударов правым и 14 ударов левым копытом, прошла галсами по участку 38 шагов (около 23 м). Один раз она сделала поочередно по 3 удара каждым передним копытом, покормилась 1 мин, затем прошла 10 шагов. Всего у нее получилось 13 небольших и неглубоких лунок. Другая взрослая самка за 9 мин пастьбы сделала лишь 6 ударов левым и правым ко-

пытом, но прошла по участку 44 шага (26 м), т.е. ее пастьба была менее интенсивной. Она сделала лишь 4 лунки. Годовик же за 7 мин проделал 24 удара копытом, по 2–4 удара на лунку. У него получилось 9 мелких покопок. В мае снег копытят и телята-сеголетки, начиная с возраста 10–12 дней. В остальное время выпаса все особи упомянутого стада находились на почти бесснежных участках, изредка разгребая тонкий слой снега мордой. В начале зимы (октябрь) при рыхлом слое снега (до 40–50 см) на низинных луговинах звери также разгребают снег мордой, погружаясь в него по брюхо (Якушкин и др., 1980). Порой они затевают игры в пушистом снегу, крутятся волчком, или съезжают с небольших склонов вниз, скрываясь в снегу, потом встряхиваются, тем самым очищая шерстный покров.

На южных макросклонах гор Бырранга, где ежегодно зимуют многие стада овцебыков, наблюдали в апреле такую картину: стадо находилось на пастьбе на верхних малоснежных и малокормных участках речной террасы, а два взрослых самца из этого стада регулярно спускались днем на сотни метров ниже к подножию террасы, сплошь заснеженной, но продуктивной по кормам, делали здесь наброды и покопки, а после пастьбы возвращались к стаду. Им, как более сильным особям, было легче добыть из-под довольно толстого снега качественный корм (ветки ив, ветошь и прикорневую часть осок и пушиц).

Кормовые лунки овцебыков имеют разную конфигурацию, но чаще они овальные, небольшие, в пределах 0,1–2,6 м^2, (в среднем 0,4) (рис. 38). На отдельных сплошь заснеженных участках покопки представляют собой сплошные

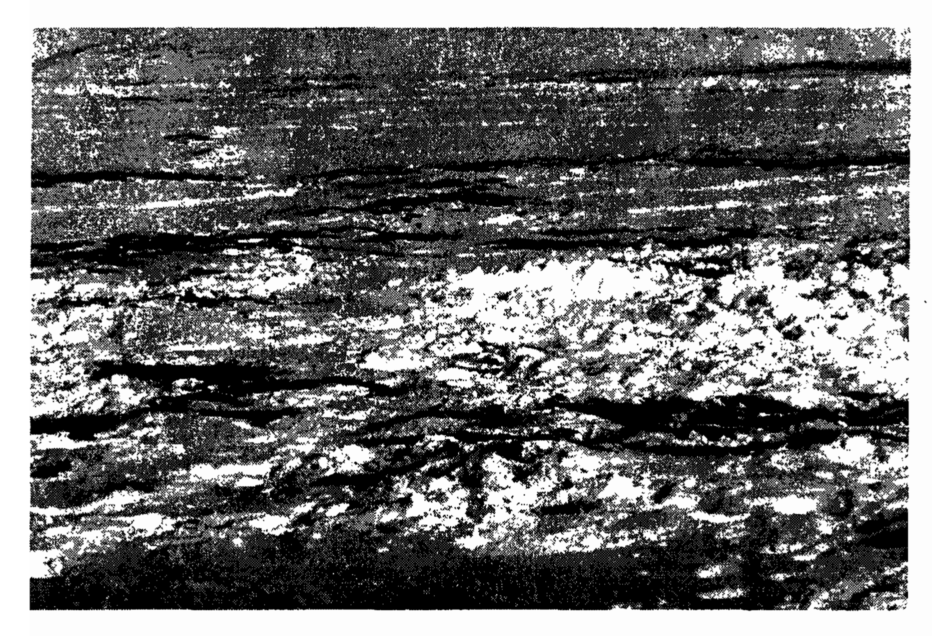


Рис. 38. Покопки овцебыков

Таблица 48

Высота снега и площадь кормовых лунок в местах выпаса овцебыков

Время измерений	Количество измерений	Высота снега, см	Средняя площадь локальной лунки, м^2
Март 1977 г.	10	15,4	0,95*
Ноябрь 1977 г.	57	8,2	0,48
Март 1978 г.	10	15,0	—
Ноябрь 1978 г.	70	10,0	0,08
Май 1985 г.	68	4,1	0,14

* Площадь сплошной покопки — 242 м^2.

Таблица 49

Степень использования пастбищ стадами овцебыков в течение 1–3 суток выпаса

Время наблюдений	Размер стада, гол.	*Время нахождения стада на пастбище, ч*	Время пастьбы, ч	Общая площадь выпаса, га	Площадь выпаса за сутки, га	*Степень использования пастбища, %*
Март 1976 г.	21	34–37	10–12	1,9	1,34	35–40
Декабрь 1977 г.	21	24	7,5–9	3,0	3,0	20–25
Ноябрь 1978 г.	21	24	7,5–9	2,24	2,24	—
Декабрь 1978 г.	21	72	23–27	13,8	4,6	—
Май 1982 г.	19	24	11,5	2,24	2,24	25–30
Май 1985 г.	22	24	10–11	3,75	3,75	9–10

полосы разрыхленного снега площадью до 200 м^2 и больше (Рапота, 1979; Якушкин и др., 1980). В долине р. Июньская (к северу от Бикады 20–30 км), где постоянно, как и в предгорьях Бырранга, зимуют стада овцебыков, нами была заложена в начале мая 1985 г. на ровном участке пастбищ учетная площадка в 100 м^2. На ней подсчитаны и измерены кормовые лунки (n=68), определен процент использования пастбищ. Лунки были очень мелкие и в среднем не превышали 0,14 м^2 (0,02–0,6), а высота снега составляла всего 4,1 см (табл. 48). Хотя лунок на учетной площадке было много, пастбище после суточного выпаса животных было использовано лишь на 8,9%. Глазомерно мы оценили степень использования пастбищ на всем участке выпаса в 20–25%, т. е. значительно завысили. За время суточного нахождения стада (22 особи) на двух крупных участках пастьбы общая площадь выпаса составила 3,75 га (табл. 49). На других участках и в другое время зимы суточная площадь выпаса почти для такого же стада колебалась в пределах 1,34–4,6 га.

По нашим исследованиям и измерениям, за зимний период (8 мес) стадо в количестве 20–25 особей использовало 5–6 тыс. га общей пастбищной территории, а активной (непосредственно под выпас) — 1200–1500 га, или 25–30%. На одну особь приходилось 240–250 га общей и около 60 га активной площади выпаса.

С окончанием полярной ночи и увеличением светового дня подвижность животных постепенно возрастает, особенно это заметно с начала апреля. На широте 75° апрель можно отнести к позднезимнему периоду. Суровость погоды снижается до 5 баллов. Минимальные температуры воздуха не опускаются ниже –40° С, солнечные дни чередуются с метелями, плотность снега возрастает до максимума. В ясную погоду овцебыки получают хорошую дозу солнечной радиации. У них уменьшаются энергопотери на терморегуляцию организма. До

начала отела (вторая половина апреля) стада начинают передвигаться в поисках продуктивных и малоснежных участков зимних пастбищ, обычно по береговым ярам, сопкам, склонам. Взрослые самцы все чаще выпасаются отдельно, в нескольких сотнях метров от стад, но окончательно их еще не покидают.

В мае, в предвесенний период, подвижность стад резко возрастает. Это связано не только с окончанием разгара отела в первой декаде месяца, но и с резким смягчением погоды, появлением на сопках и береговых ярах проталин. Инициаторами кочевок являются взрослые самки-лидеры с окрепшими телятами. После окончания массового отела многие взрослые и часть молодых самцов покидают стада надолго — до начала предгонного периода. Их уход связан, по нашим наблюдениям, с рядом причин: наступлением благоприятного предвесеннего периода, возрастанием пастбищной нагрузки и социальной напряженности в крупных маточных стадах, стремлением к свободному выпасу для быстрейшего прохождения линьки и нагула (Якушкин, 1992). В некоторых стадах, чаще небольших, взрослые самцы остаются на весну и лето. Это связано, вероятно, с тем, что они недавно стали предводителями-доминантами. Однако и они, как правило, выпасаются вне стад и только при переходах присоединяются или следуют за сородичами.

Во время кочевок в апреле — мае звери оставляют на заснеженной тундре много набродов. Проходя по низинам, стадо проделывает в снегу довольно глубокую колею, до 25–27 см (n=24). Телята следуют не по колее, а рядом, по ровному снегу. При выходе на пастбище звери расходятся веером, мирно пасутся. Во время длительного перехода по тундре они чаще идут цепочкой. При испуге звери делают рывок, переходят на галоп. Зимой позади двигающегося стада —



Рис. 39. Передние копыта самца овцебыка в возрасте 7 лет

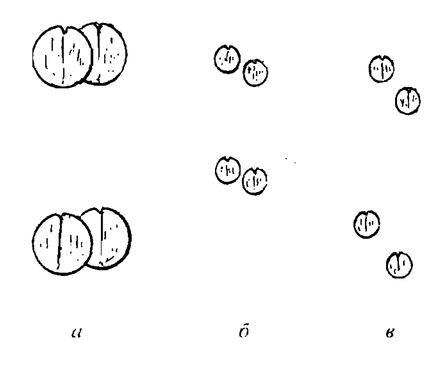


Рис. 40. Следы овцебыков на снегу: взрослого самца при спокойном шаге (*а*), двухнедельного теленка при спокойном шаге (*б*) и галопе (*в*)

облако снежной пыли, а из ноздрей и открытого рта вырываются в морозную погоду струи пара. За 1 ч овцебыки могут пройти до 5 км. Однако такой стремительный бег по снежной целине быстро утомляет животных, и они переходят на скорый шаг или вовсе останавливаются, тяжело дышат, мочатся на снег.

На рыхлом снегу овцебыки оставляют четкие следы, они округлые и чуть больше размера копыт (рис. 39, 40). У взрослого самца размер следа равен 12,4x12,4 см, а шага — 60 см (n=18). Летом следы на песке или глине углубленные, четкие, их размер 12,5x14,0 см (n=10), шаг равен 62 см (рис. 41). У недельного теленка след и шаг небольшие, соответственно 5,38x5,28 и 25,4 см.

Кроме наброда и покопок, на снегу можно увидеть места лежек зверей, россыпь катышей (“горошин”) их помета, мочевые точки. Весной добавляются еще густо разбросанные по тундре клочья линялого волоса, в основном пуха, отчего отдельные участки пастбищ сильно засорены. Катыши зимнего помета имеют темно-бурый цвет, округлую форму, они довольно плотные и потому сохраняются в тундре относительно долго. К лету они выцветают, становятся серыми. В куче или россыпи зимнего помета взрослой особи “горошин” насчитывается 250–300 шт. Масса одного катыша 1,83 г, размером 18,6x15,8 мм. У

Рис. 41. След взрослого быка на песчано-глинистом грунте

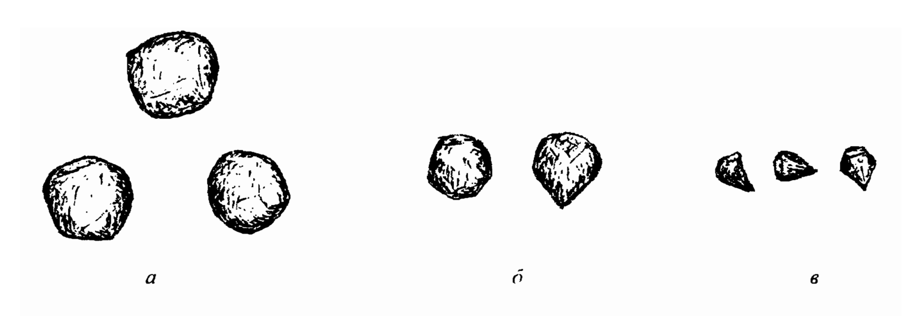


Рис. 42. Зимний помет взрослой самки (*а*), годовика (*б*) и 2-месячного теленка (*в*)

годовалой особи "горошин" в помете до 200–220 шт., они мельче, не так округлы, средняя масса одного катыша около 0,8 г. У 2-месячного теленка "горошин" в помете до 150 шт., они небольшие, массой 0,4 г, по форме слегка плоские, с гранями и заостренными вершинами (рис. 42). Летний помет овцебыков представляет собой кучу слипшихся катышей темно-зеленого цвета.

В сильно морозную и пуржливую погоду звери в стаде ложатся на отдых кучно, спиной к направлению ветра, но не все. Часть взрослых особей (чаще самцы и самки-лидеры) ложатся головой к ветру, чтобы контролировать ситуацию в случае возникновения опасности. В пургу животным негде спастись от непогоды, везде продуваемо. И все же они выбирают несколько защищенные от сильного ветра участки склонов и небольших ложбин, плотнее прижимаются к земле. Телята сворачиваются калачиком, поближе к своим матерям. При подъеме звери горбятся, стряхивают осевший на шерсти снег. Укладка стада на отдых занимает больше времени, чем подъем. Чтобы улечься, овцебык иногда готовит себе ложе: с опущенной головой разворачивается на месте, порой ударяет копытом по снеговой корке или застругу, потом ложится. Подошедший со стороны более высокоранговый зверь может поднять отдыхающую особь и лечь на его место. Нередко это делают половозрелые самцы. Для укладки зверь становится на колени, опускает заднюю часть тела, а затем подбирает передние ноги. Получается обычная поза лежки (рис. 43). В этой позе животные пережевывают содержимое рубца, находятся в состоянии дремы (табл. 50). По нашим наблюдениям, в апреле — мае, жвачка у взрослых самцов и самок длится от 8 до 70 мин с небольшими перерывами. Проследить в полевых условиях точное время, затраченное на жвачку, очень трудно, ибо морда у овцебыка темная, а рот небольшой.

Таблица 50

Продолжительность жвачки овцебыка, мин

Время наблюдений	Пол и возраст животного	Продолжительность жвачки	Поза животного	Примечание
25 апреля 1985 г.	Самка, ad.	22	Лежа	Начало жвачки после 2 мин лежки
25 апреля 1985 г.	–"–	8	Стоя	
22 мая 1979 г.	Самец, ad.	39	Лежа	Перерыв 1 мин
30 мая 1979 г.	–"–	45	–"–	
9 мая 1987 г.	Самка, sen.	70	–"–	2 коротких перерыва
16 июня 1978 г.	Самка ad.	10	–"–	

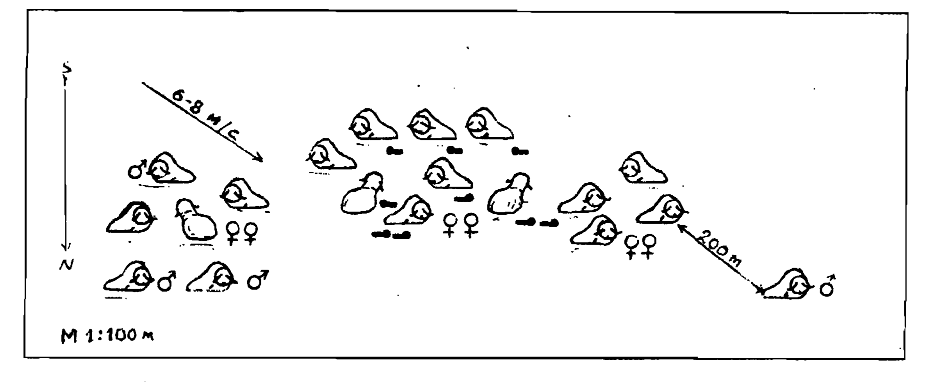


Рис. 43. Схема расположения стада овцебыков на отдыхе: посередине — семейная группа, справа — самец-доминант. Послеотельный период

Для овцебыка характерна еще одна поза отдыха — на боку, или пластом, когда ноги вытянуты в сторону, а голова положена на рог. Это комфортная поза, когда зверь спокойно отдыхает, спит. В такой позе он находится недолго, 10-20 мин, чаще перед скорым подъемом. В стаде комфортную позу в каждой фазе отдыха принимают не все особи, чаще и подолгу лежат пластом телята в солнечную теплую погоду. Некоторые взрослые особи отдыхают несколько по-иному: в обычной позе вытягивают голову вперед и кладут ее на снег, или вытягивают одну или обе передние ноги вперед и опираются на них подбородком. Это тоже положение для короткого сна. По сведениям Х. Тинга (1987), спячка овцебыка на боку длится в среднем 20 мин за одну фазу лежки в конце зимы и 4 мин летом.

Перед вставанием зверь принимает обычную позу лежки. Потом довольно резко встает, перенося последовательно тяжесть тела на колени, поднимаясь на задние ноги, а затем на передние. Иногда зверь перед подъемом выпрямляет передние ноги, не поднимая заднюю часть тела, т.е. сидит в позе собаки, потом рывком встает. После подъема животные освобождаются от кала и мочи. На месте лежки получаются выемки на рыхлом снегу, где всегда остаются обрывки остевых волос, а в разгар линьки — большие клочья и ленты чистого пуха, примерзшего к снегу.

В зимний период суточный ритм активности овцебыков короткий. В первый год адаптации животных к новым условиям он состоял в основном из трех фаз пастьбы и отдыха. В последующие годы ритм активности несколько изменился и стабилизировался, стал четырехфазным. Об этом можно судить по показателям за апрель разных лет наблюдений (табл. 51). И только с середины мая (предвесеннее время) количество фаз пастьбы и отдыха возрастает до 5–6. Время, затрачиваемое на подъем и укладку всего стада в апреле, довольно продолжительное — в среднем 83 и 100 мин соответственно, в мае оно короче — 60 и 88 мин. Весной и летом это время еще больше сокращается. Продолжительность единовременной лежки всех особей в стаде в апреле — мае составляла в среднем 55 мин (32–82 мин), в июле — 40.

Таблица 51

Суточный ритм активности овцебыков в зимний период, ч-мин

Время наблюдений	Пастьба			Передвижение	Отдых			Стояние
	кол-во фаз	общее время	среднее		кол-во фаз	общее время	среднее	
Октябрь 1976 г.	3	12–40	3–10	—	4	11–20	2–50	—
Декабрь 1974 г.	4	8–45	2–55	—	3	15–15	5–05	—
Январь 1975 г.	2,5–3	8–12	2–59	—	2,5–3	15–40	5–44	—
Февраль 1975 г.	3	8–40	3–30	—	2	15–20	7–40	—
Март 1976 г.	4	9–12	2–18	—	4	14–48	3–43	—
Апрель 1975 г.	3	6–03	2–01	—	3	17–57	5–59	—
Апрель 1978 г.	4	9–20	2–20	0–50	4	12–25	3–06	1–25
Апрель 1985 г.	4	8–46	2–24	1–05	4	13–40	3–32	0–29
Начало мая 1979 г.	4	7–36	1–54	—	4	16–24	4–06	—
Начало мая 1984 г.	4	11–18	2–49	0–52	4	11–50	2–57	—
Середина мая 1979 г.	4	9–26	2–21	0–30	4	14–04	3–31	—
Середина мая 1982 г.	5	11–36	2–19	—	6	12–24	2–04	—
Конец мая 1979 г.	6	8–35	1–34	1–50	5	13–35	3–10	—
Конец мая 1980 г.	6	7–02	1–10	1–10	6	15–38	2–36	0–10
Среднее	—	8–55	2–23		—	14–30	4–02	—
%		37,1	—			60,4	—	—

В течение всего зимнего сезона (октябрь — май) суточное время отдыха составляло в среднем 60,4, пастьбы — 37,1%. Почти таким же оно было в конце зимы (май) — 60,1 и 36,9% соответственно. Однако в связи с увеличением в мае количества фаз активности разовое время отдыха и пастьбы резко сократилось и составляло 173 и 106 мин соответственно. В Северо-Восточной Гренландии овцебыки использовали зимой 68% времени на отдых и жвачку и лишь 29% на кормление (Olesen, 1987) — на 8% меньше, чем их сородичи на Таймыре.

Подолгу лежат звери в морозную и пуржливую погоду. В феврале разовый отдых при жесткой погоде составлял в отдельные дни 7 ч 40 мин, в апреле — 7 ч 24 мин. В пургу (май) продолжительность лежки составила 5 ч 10 мин. Д. Грэй (1990) приводит для Канадской Арктики случай продолжительности лежки стада в сильную пургу более 12 ч. Время разовой лежки в обычные по погоде дни зависит от количества и качества съеденного корма. Грубый и малопитательный корм при полном наполнении рубца требует больше времени на его утилизацию в связи с более низкой скоростью прохождения пищи через пищеварительный тракт. В Северо-Восточной Гренландии (Земля Джеймсона) длительность разового отдыха овцебыков в середине зимы достигала 325 мин (Olesen, 1987), у таймырских овцебыков — почти столько же (см. табл. 51). Синхронности в повторяемости фаз отдыха или пастьбы в течение зимних суток не отмечено, но звери после кормления все же чаще отдыхали в вечернее время (с 16 до 20 ч), глубокой ночью (с 23 до 4 ч) и утром (с 6 до 11 ч). В летнее время такой закономерности не установлено.

При изучении суточной и сезонной деятельности овцебыков в течение ряда лет было подмечено, что в стаде характер активности половых и возрастных групп животных в каждый час их жизни неодинаков, да и в этих группах не всегда наблюдается синхронность в деятельности. Лишь в редких случаях все особи стада находятся на пастьбе или отдыхают. В апреле — мае

Таблица 52

Результаты 12-часовых наблюдений за стадом овцебыков на пастбище в период отела, 26–27 апреля 1985 г.

Половозрастные группы	Кол-во особей в стаде	Отдых		Стояние		Пастьба		Передвижение	
		ч-мин	число особей, %	ч-мин	число особей, %	ч-мин	число особей, %	ч-мин	число особей, %
Самки 2 года и старше	16	10–21	67,8	4–58	15,4	3–04	30,1	0–45	100
Самцы 2 года и старше	4	8–25	79,0	1–15	50,0	3–16	64,5	0–38	100
Годовики	2	8–20	77,5	0–44	75,0	3–41	80,0	0–38	100
Телята	6	11–10	63,1	1–45	26,0	3–38	48,0	0–38	100

1980 г. мы провели почасовые наблюдения за одним и тем же стадом (22 особи). В нем животных подразделили на следующие группы: самки от 2 лет и старше, самцы того же возраста, годовики и телята. Первое 12-часовое наблюдение за стадом провели 26–27 апреля во время разгара отела. Анализ результатов показал, что ни за один час наблюдений все 100% самок не отдыхали и не паслись (табл. 52). Это было связано с периодом отела: лактирующие и беременные самки часто ложились и вставали. Самцы же и годовалые особи отдыхали и паслись всей группой по 1–3 ч. Группа телят, как и самок, редко синхронно ходила, стояла или лежала, но в среднем они больше, чем другие особи, затрачивали времени на отдых. Каждая половозрастная группа и в целом стадо использовали на пастьбу на 5–7 ч меньше, чем на отдых, что характерно для этого периода года.

В конце мая характер суточной активности того же стада существенно изменился (табл. 53). К этому времени отел в стаде закончился, количество телят увеличилось до 10. Они подросли, окрепли. Стадо стало более мобильным (рис. 44). В течение 12 ч группа самок, в основном лактирующих, затратила на пастьбу и отдых на 1,5–2 ч больше, чем группы самцов и годовиков. Следовательно, самки в конце мая кормились более интенсивно, чем месяц назад. Такая закономерность объективна и объяснима: резко сократилось время на стояние (в 4 раза), возросло время на пастьбу с передвижением. Существенно сократилось время на молочное кормление телят — с 220 до 21 мин за половину суток. Телята стали больше ходить за матерями и кормиться подножным кормом. Все больше нарастала подвижность животных. К примеру, 14 мая 1982 г. стадо из 25 взрослых и 8 телят при переходе-моционе по небольшим сопкам прошло за

Таблица 53

Результаты 12-часовых наблюдений за стадом овцебыков после окончания отела, 24 мая 1985 г.

Половозрастные группы	Кол-во особей в стаде	Отдых		Стояние		Пастьба		Передвижение	
		ч-мин	число особей, %	ч-мин	число особей, %	ч-мин	число особей, %	ч-мин	число особей, %
Самки 2 года и старше	16	7–42	55,0	1–17	16,2	7–59	53,7	0–56	100
Самцы 2 года и старше	4	6–25	72,5	0–36	52,5	5–55	63,2	0–43	100
Годовики	2	5–58	73,5	0–19	60,0	6–23	75,0	0–47	100
Телята	10	8–51	58,6	1–06	29,5	5–27	52,1	0–55	100



Рис. 44. Стадо на пастбище в конце мая: спокойный переход зверей с одного участка выпаса на другой

10 мин 1,7–2 км, и этот путь сопровождался игровым поведением. При дежурстве у стада (30 особей), выпасавшегося на Белых Ярах р. Нюрайтари 12 мая 1986 г., было зафиксировано, что животные в течение 12 ч прошли по тундре

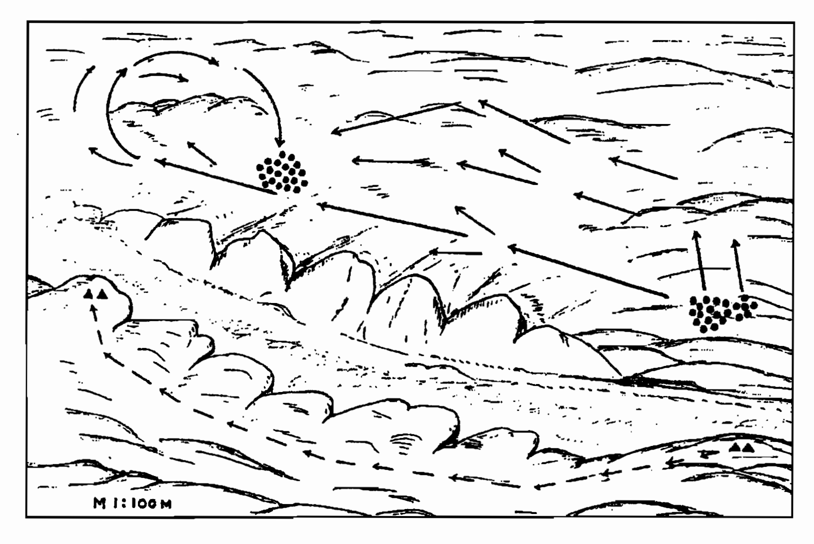


Рис. 45. Активность стада овцебыков (30 особей) в течение 12 ч. Белые Яры р. Нюрайтари, 12 мая 1986 г.:
⁘ места выпаса и отдыха стада;
⟶ маршруты передвижения;
▲▲ точки нахождения наблюдателей

пастбищной тропой размером 2000 м в длину и 200–300 м в ширину, т.е. они охватили выпасом площадь 40–60 га (рис. 45). Это в несколько раз больше, чем размер суточной тропы стада в разгар зимы. Площадь выпаса стада в конкретный час наблюдений в мае составляла 150–250 м по фронту и до 100 м в глубину (1,5–2,5 га). Подобное было характерно и для других стад в предвесеннее время. Площадь лежки стад колебалась от 50х20 до 100х30 м.

С окончанием массового отела стада овцебыков покидают места зимовок, уходят в соседние или отдаленные районы за десятки километров. Если летом они и посещают эти места во время кочевок, то редко задерживаются на ивово-осоково-моховых тундрах, своих излюбленных зимних пастбищах, а выпасаются по осоково-пушицевым низинам, не используемым зимой. За вегетационный период тундровая растительность на зимних пастбищах вновь восстанавливается.

Весенний сезон. Весна в Арктике — это июнь, время бурного таяния снега, вскрытия ото льда рек. В июне среднемесячная температура колеблется в пределах 0...+3° С, абсолютный минимум достигает –10° С, абсолютный максимум +18° С. Овцебыки чутко улавливают смену времен года, погоды, атмосферного давления. С приближением весенней поры стада заранее уходят в безопасные от половодья места — на высокие водоразделы, сухие бровки и гряды, береговые яры и сопки. Так, зимовавшие на береговых ярах р. Нюрайтари стада покидали их в строго определенное время — 23–31 мая на протяжении трех лет. Они выходили по реке к руслу Бикады (8 км), пересекали его и откочевывали на малоснежные возвышенные участки весенних пастбищ. Пересечение широкого русла Бикады в конце мая происходило заблаговременно, до размягчения и насыщения снега водой. К этому времени большинство телят довольно крепкие и резвые, не отстают от взрослых. Стадо за день может пройти до 8–10 км. Лидерами при весенних перемещениях стад являются активные взрослые самки с крупными телятами, реже — самцы. За предводителями кучно следуют остальные особи — стельные и еще не отелившиеся самки, молодые особи. Заснеженное русло реки звери пересекают осторожно. За каждой самкой следует ее теленок. Она издает урчащие звуки, тем самым предупреждая дитя быть внимательным. Замыкают цепочку самцы.

Отмечены случаи кочевок стад и в разгар половодья. Они улавливают момент кратковременного похолодания, когда весенние ручьи резко мелеют, и их можно преодолеть. К примеру, стадо из 18 особей с телятами (первое вольное стадо) за 8 дней с 19 по 27 июня 1980 г. прошло маршрут около 20–25 км и появилось с севера на берегах Бикады в районе стационара. За его передвижением мы следили аэровизуально. Многочисленные ручьи звери обходили по водоразделам или пересекали в местах с более пологими берегами и спокойным течением. Сначала стадо долго крутится у воды, затем один из самцов — предводителей берет инициативу на себя, осторожно заходит в весенний поток и спокойно преодолевает его. Тут же за ним следуют остальные особи. Телята пересекают ручей прыжками.

В июне 1994 г. крупное стадо в 30 голов, в котором не было взрослых самцов, с трудом переправилось через ручей у базы стационара. В местах перехода глубина бурлящей воды достигала 40–60 см, а ширина ручья — 4–5 м. Сперва стадо долго крутилось на берегу, затем все взрослые самки одна

за другой бросались в воду с довольно высокой и крепкой снежной кромки. Вода под напором доходила им до груди. Остальные особи — телята и одна молодая самка с небольшим теленком — не пошли за взрослыми. Среди них началась паника, беготня, тревожное блеяние. Это вынудило перешедших самок вернуться к ручью. Отдельные из них, более беспокойные, вновь заходили по брюхо в воду, подходили к противоположному берегу со снежным козырьком, подолгу стояли, приподняв голову и издавая призывные звуки. Затем разворачивались и выходили из ручья, тем самым призывая детенышей следовать за ними. Так повторялось несколько раз. Молодые звери продолжали кучно бегать по береговому снежному насту, отыскивая более удобное место для переправы. Наконец, они остановились в десятке метров выше по ручью, где береговой снежный обрыв был не таким высоким, и начали прыгать в воду. Смелость проявили не годовики, не молодая самка, а крупные телята. За ними, как по команде, начали переправляться все остальные. При первом броске в ручей телята полностью скрывались под водой, но моментально выскакивали на поверхность и прыжками преодолевали сильный поток. Никто из них не захлебнулся. Отряхнувшись на берегу и соединившись с матерями, звери галопом ушли по склону от столь опасного места, разогреваясь на ходу от ледяного купания. Для этого стада долгая и опасная переправа стала хорошим уроком в жизни.

В весенний сезон общее суточное время пастьбы и отдыха существенно выравнивается (почти по 11 ч), но все же время лежки несколько превышает время кормления — 45,3 и 44,8% соответственно. В конце июня, наоборот, время выпаса превышало время отдыха (табл. 54). В большинстве случаев период пастьбы и отдыха весной состоит из пяти фаз в сутки, причем разовое время отдыха уменьшается по сравнению с маем в среднем на 30 мин. Для сравнения приведем аналогичные данные по о. Банкс (Wilkinson, Shank, 1974). Там в июне фазовое время пастьбы равнялось 84, отдыха — 106 мин, на Таймыре соответственно 116 и 143 мин.

В июне мы проследили ритмику активности одного и того же стада овцебыков в одни и те же сутки, но в разные годы: 29–30 июня 1977 и 1979 гг. (рис. 46). Было установлено, что количество фаз и общее время пастьбы, отдыха, передвижений почти совпало. На пастьбу стадо затратило 54,3–57,7%, на отдых —

Таблица 54

Суточный ритм активности овцебыков в весенний сезон, ч-мин

Время наблюдений	Пастьба			Передвижение	Отдых			Стояние
	кол-во фаз	общее время	среднее		кол-во фаз	общее время	среднее	
13–14 июня 1976 г.	5	10–22	2–04	1–30	5	10–38	2–08	1–30
8–9 июня 1977 г.	5	7–50	1–36	1–15	4	11–05	2–46	3–50
20–30 июня 1977 г.	6	13–46	2–18	1–05	4	9–09	2–16	—
29–30 июня 1979 г.	6	13–02	2–10	1–15	5	9–13	1–51	0–30
1–12 июня 1980 г.	6	8–03	1–10	0–41	5	13–46	2–57	1–30
25–26 июня 1980 г.	5	11–32	2–18	0–45	5	11–28	2–17	0–15
Среднее	—	10–46	1–56	1–05	—	10–53	2–23	1–15
%		44,8				45,3		

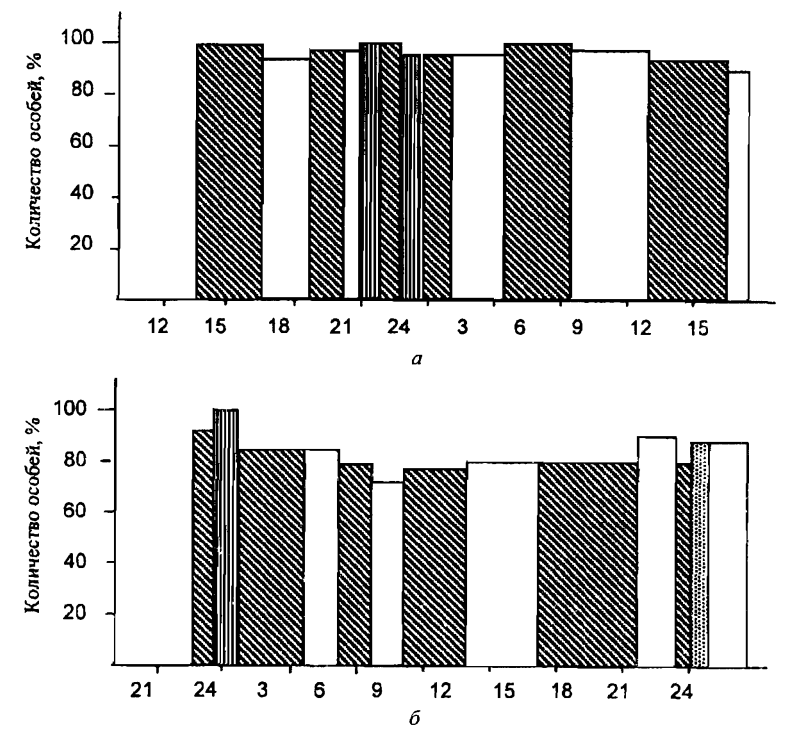


Рис. 46. Суточный ритм активности овцебыков за 29–30 июня 1977 г. (*а*) и 29–30 июня 1979 г. (*б*):

— пастьба; — передвижение; — отдых; — стояние

38,1–38,4, на передвижение — 4,5–5,2. Однако совпадение этих фаз по времени суток не зафиксировано. Так, с 3 до 6 ч утра 30 июня 1977 г. стадо только паслось, а в эти же часы и в тот же день в 1979 г. стадо и паслось, и отдыхало. За сутки в конце июня 1977 г. все особи в стаде (100%) отдыхали 2 раза, за то же время 1979 г. — ни разу. В июне 1977 г. во время кормления на выпасе находилось более 80% особей, в июне 1979 г. — менее 80%. Такая же закономерность отмечена и для фаз отдыха. Таким образом, на этих примерах еще раз подтверждено, что ритм суточной активности овцебыков очень различен в каждый отрезок времени и никакой закономерности здесь не прослеживается.

Увеличение времени пастьбы в июне связано с резким потеплением, освобождением тундры от снега, появлением первой зелени. Подвижность животных еще больше возрастает. Да и сама пастьба нередко сопровождается значительными передвижениями. Звери выпасаются широко, свободно, не мешая друг другу. Стадо из 20–25 особей растягивается по фронту на 200–300 м (Якушкин, 1987). Размягченного и насыщенного водой снега звери очень боятся. Если какая-то особь все же пытается шагнуть на него, она тонет по брюхо и с трудом разворачивается назад. На отдых звери уходят на



Рис. 47. Стадо на летнем нагуле. Начало июля

береговые склоны или сопки, часто здесь подолгу стоят, ложатся кучно, но не так плотно, как зимой. На укладку стадо затрачивает в среднем 45 мин, на подъем — 55 мин. В июне наблюдается разгар линьки, а отел заканчивается.

Летний сезон. Это самый благоприятный период для овцебыков (рис. 47). Летом довольно интенсивно идут вегетация и прирост биомассы растений. Среднемесячная температура воздуха в долине Бикады достигает 6,5° С, а максимальная — больше 20° С. В жаркую погоду звери испытывают жажду, заходят в озера и реки, купаются или подолгу стоят, пьют воду. Для отдыха выбирают сырые участки или высокие обдуваемые сопки. В бассейне Бикады стада широко кочуют, используя большую часть территории, заходят по долинам рек в горы Бырранга и на гряду Киряка-Тас.

Летом идет усиленный нагул животных. Они чаще выпасаются по влажным луговинам, буквально "скашивают" зелень осок и пушиц (рис. 48). На высокой пойме, по коренным берегам водоемов, котловинам звери питаются более разнообразным и грубым кормом — побегами разных видов ив, а также злаками и разнотравьем, т.е. идет чередование в потреблении травянистой и кустарниковой растительности, что в целом обеспечивает высокую калорийность пищи. При добавке минерального питания на солонцах физиологические потребности организма животного в питательных веществах удовлетворяются достаточно полно. Овцебыки за короткий срок в 6 недель восстанавливают свою массу к началу гона.

В летний сезон количество фаз пастьбы и отдыха животных в сутки увеличивается до 6–8, а общее время пастьбы несколько превышает время отдыха — 46,7 и 45,8% соответственно. Фазовое время пастьбы и отдыха равно 112



Рис. 48. Поеди овцебыков по осоковой ложбине

и 110 мин. На укладку и подъем стадо тратит минимум времени — 44 и 27 мин соответственно. В отдельные моменты животные поднимаются с лежки за 2–3 мин, а ложатся за 15 мин. На передвижение звери затрачивают до 11% времени суток, или на 95 мин больше, чем в июне. Нередко стада совершают дневные маршруты до 10–15 км. В августе 1991 г. крупное стадо (69 особей) совершило большой переход из района стационара (вытекшее озеро) на запад по правобережью р. Бикада до конца залива Ямунера. За 5 дней оно прошло 44 км в один конец и вернулось обратно за тот же срок. За сутки стадо проходило в среднем 8,8 км. Для сравнения: на северо-востоке Аляски максимальное перемещение стада за сутки — 9,9 км (Jingfors, 1982). Холостые самцы в поисках косяков самок перед гоном передвигаются еще интенсивнее: 23 июля одиночный бык прошел по левобережью Бикады за 6 ч 10 км. При обычной ситуации стадо перемещается за сутки на 2–4 км, в Канаде — до 2 км (Gray, 1990), а в период гона может сутками находиться на одном небольшом участке. Его ход стопорит гаремный самец.

По данным Д. Кляйна и К. Бэя (1990), с возрастанием широты местности суточное время пастьбы овцебыков увеличивается, что обусловлено снижением продуктивности пастбищ. При этом самки затрачивают на пастьбу больше времени, чем самцы. Так, на мысе Копенгаген Северной Гренландии (82°30' с.ш.), затраты времени на выпасе (самки и самцы) в мае составили 53 и 50%, на Земле Джеймсона Восточной Гренландии (70° с.ш.) — 51 и 46, на северо-востоке Аляски (70° с.ш.) — 37 и 34, на Таймыре (74–75° с.ш.) — 66,5 и 49,3%; в июле (оба пола) — 46,7 и в августе — 48,1%. Добавим, что бюджет суточного времени овцебыков летом зависит от кормовой ценности угодий конкретного года. Время пастьбы может увеличиваться на любой широте в плохой по кормам сезон. Подобное отмечено на Таймыре летом 1989г.

Таблица 55

Суточный ритм активности овцебыков в летний период, ч-мин

Время наблюдений	Пастьба			Передвижение	Отдых			Стояние
	кол-во фаз	общее время	среднее		кол-во фаз	общее время	среднее	
17–18 июля 1976 г.	6	12–40	2–07	0–40	5	10–40	2–08	—
19–20 июля 1977 г.	8	11–22	1–25	1–27	8	11–11	1–24	—
1–2 июня 1978 г.	6	11–10	1–52	1–55	6	10–21	1–43	0–34
14–15 июля 1978 г.	6	8–05	1–21	6–28	6	9–13	1–40	0–14
30 июля — 1 июля 1979 г.	6	10–20	1–43	4–49	5	8–51	1–46	—
2–3 июля 1980 г.	6	12–17	2–10	—	6	11–43	1–25	—
5–6 июля 1980 г.	6	12–12	1–15	—	6	11–48	1–20	—
7–8 августа 1977 г.	7	12–28	1–47	—	6	11–27	1–54	0–05
21–22 августа 1982 г.	5	10–52	2–10	0–40	5	11–23	2–19	1–05
5–6 августа 1982 г.	7	10–46	1–32	—	7	13–14	2–04	—
Среднее	—	11–13	1–52	2–40	—	10–59	1–50	—
%		46,7				45,8		

В конце лета активность овцебыков не снижается. С 20-х чисел августа (начало осени) количество фаз пастьбы и отдыха сокращается до 5, а общее время отдыха уже несколько превышает время выпаса (табл. 55). Август — период усиленного нагула зверей и наступления гона, когда активность большинства взрослых животных совсем иная.

Осенний период. В сентябре суровость погоды возрастает, среднемесячная температура переходит от положительных к отрицательным показателям, а в третьей декаде устанавливается снеговой покров. В сентябре овцебыки продолжают накапливать энергетические ресурсы в организме. Толщина подкожного жира у взрослых быков возрастает до 5–7 см (Wilkinson, Shank, 1974; Urquhart, 1982). Тело животного становится округлым, шерстный покров достигает наибольшей длины и густоты. Осенью общее время пастьбы и отдыха выравнивается и составляет соответственно 48,9 и 50,1% времени суток (табл. 56). Длительность фаз отдыха равна 3 ч, что на 76 мин больше, чем летом. Для выпаса животные выбирают низинные участки, где еще сохранилась зелень осок и пушиц. Суточная площадь выпаса может значительно возрастать, однако интенсивность пастьбы в целом ниже, чем

Таблица 56

Суточный ритм активности овцебыков в осенний период, ч-мин

Время наблюдений	Пастьба			Передвижение	Отдых			Стояние
	кол-во фаз	общее время	среднее		кол-во фаз	общее время	среднее	
9–10 сентября 1975 г.	4	13–00	3–15	0–45	4	10–15	2–34	—
11–12 сентября 1975 г.	4	11–45	2–56	0–15	4	12–00	3–00	—
12–13 сентября 1975 г.	3	11–00	3–40	—	4	13–00	3–15	—
1–2 сентября 1977 г.	4	11–10	2–47	—	4	12–50	3–12	—
Среднее	—	11–44	2–56	—	—	12–01	3–00	—
%		48,9				50,1		

летом (Рапота, 1979). Конец сентября и весь октябрь можно отнести к раннезимнему периоду. В октябре суровость погоды возрастает до 4 баллов, минимальные температуры достигают уже –33° С. У овцебыков устанавливается четырехфазный суточный ритм активности, характерный для всего зимнего периода. К концу октября в связи с усилением морозов и сокращением светового дня подвижность животных резко падает. Стада закрепляются на зимних пастбищах.

Из вышеизложенного можно заключить, что пастбищное поведение в сочетании с суточной и сезонной активностью овцебыков многогранно по характеру проявления. Животные в новой среде обитания не утратили поведенческие реакции, свойственные данному виду, наоборот, у них возникли новые в связи с формированием и становлением популяции в материковых тундрах. Наибольшая активность зверей проявляется в благоприятный период года — полярный день, когда происходят широкие перемещения, усиленный нагул и подготовка стад к гону и зимовке.

Глава VI

РАЗМНОЖЕНИЕ

Во второй половине XX в., начиная с 60-х годов, биологи северных стран мира провели обширные исследования по многим природным популяциям овцебыка, в том числе по биологии размножения. За рубежом объемные исследования велись и на экспериментальных фермах овцебыков при университетах. По природным популяциям большой морфофизиологический и биологический материал был получен при массовом отстреле животных (несколько сот особей) в коммерческих и научных целях на островах Банкс и Виктория (Канада), Нунивак и Нельсон (Аляска). В 80-х годах было проведено два международных симпозиума по овцебыку, в 90-х — две конференции по арктическим копытным, на которых освещались результаты обширных исследований по данному виду. Особое внимание было уделено интродуцированным популяциям вида. Результаты исследований с использованием оригинальных методик позволили выявить или уточнить многие биологические особенности организма животного, закономерности популяционных процессов. На некоторых из них следует кратко остановиться.

При организации эффективной охраны, особенно заповедных зон, большинство популяций овцебыка, обитающих в свойственной для них тундровой зоне, могут успешно существовать, иметь относительно высокую продуктивность, динамично увеличивать численность и осваивать новые арктические районы без вмешательства человека.

Для интродуцированных популяций вида основным критерием утверждения его в новой среде обитания служит стабильный процесс размножения. Репродуктивный цикл — главнейший в жизни овцебыков. Он длится практически весь год и подразделяется на следующие периоды: подготовка к размножению (нагул животных), образование гаремных групп или стад, гон, беременность, отел, воспитание молодняка. Успех размножения многих видов копытных в большей степени определяется условиями питания (Tener, 1965; Баскин, 1976). При хорошем питании наблюдается массовый гон и высокий приплод (Tener, 1965), при плохом — увеличение яловости и резкое снижение темпов размножения (Urquhart, 1982). Такая закономерность характерна для всех арктических аборигенных и интродуцированных популяций вида.

При благоприятных условиях внешней среды, обеспеченности кормами вступление в воспроизводственный процесс самок младших возрастных классов обеспечивает репродуктивный успех и рост популяции (Jingfors, Klein, 1982). Установлено, что овцебыки не только материковых, но и большинства островных арктических популяций вступают в размножение в более

раннем возрасте, чем это считалось раньше (Gray, 1990), и дают приплод ежегодно.

За четверть века (1970–1995 гг.) многие популяции вида, особенно в Канаде, динамично наращивали численность, и эту главнейшую биологическую закономерность лишь недавно признали как неоспоримый факт (Gunn, 1995). Результаты исследований на о. Виктория в Канаде и на Земле Джеймсона в Восточной Гренландии свидетельствуют, что самки овцебыков накапливают к зиме на период беременности значительные жировые запасы в организме, которые эффективно расходуются в период отела и лактации (Thing et al., 1987; Adamczewski et al., 1992). Это свидетельствует об их высокой адаптации к арктическим условиям. После отела в мае лактирующие самки (о. Виктория) имеют самые низкие показатели массы тела (150–155 кг) и толщины подкожного жира (около 1 см). К осени (сентябрь) эти показатели достигают максимальных величин — соответственно 210 кг и 2,5–4,5 см (Adamczewski et al., 1992). Самки имеют более высокий уровень питания, чем самцы, они тратят больше времени на пастьбу и меньше на отдых. На фермах при высоком уровне кормления соотношение полов у новорожденных детенышей складывается в пользу самок (55:45), при плохом — в пользу самцов (62:38) (Wheite et al., 1995). Не исключено, что эта закономерность прослеживается и у природных популяций вида. По таймырской популяции, например, она подмечена.

В период гона, как и весной, у взрослых самцов наблюдается потеря массы тела. При высоком уровне половой активности самцы имеют отрицательный энергетический баланс (Thing et al., 1987). Однако он быстро стабилизируется и становится положительным во время осеннего нагула.

У копытных, в том числе овцебыка, смена самцов-производителей в стадах, как и регулярные контактирования и перемешивания стад до начала гона, снижают в процессе размножения уровень инбридинга и способствуют поддержанию генетически гетерогенной природной популяции (Шилов, 1985). Спаривание особей, принадлежащих к разным генерациям, существенно разнообразит общий генетический фонд популяции. Любое скрещивание приводит к возникновению генетических вариантов (Шварц, 1980). Хорошо известно (Майр, 1974), что изменчивость присуща любой природной популяции, и естественный отбор ей благоприятствует. В природных условиях проявление инбридинга значительно меньше, чем в животноводстве, вследствие влияния стабилизирующего отбора и адаптивности к среде (Bigalke, 1985). При интродукции овцебыка даже небольшие группы животных после жесткого индивидуального отбора способны со временем сформировать жизнеспособные популяции.

На фермах овцебыков инбридинг проявляется заметно, но не в катастрофической форме. Данные по ферме Аляскинского университета за 25 лет свидетельствуют, что из 468 особей 131 имела признаки инбридинга, но коэффициент его не превышал 0,25, чаще был меньше 0,13 (Lent, Davis, 1993). Для “освежения крови” и снижения проявления инбридинга на фермах регулярно заменяют самцов-производителей.

Экологические условия в тундровой зоне, в первую очередь климатические и пищевые, не отличаются стабильностью по годам и сезонам. Оценивая многолетнее воздействие внешней среды на процесс размножения и продуктивность популяции овцебыка, мы выделили 4 уровня градации экологических факторов: благоприятный, удовлетворительный, неблагоприятный и аномально плохой. Первые 3 условно можно принять за экологическую норму со средней повторяемостью соответственно 2, 5 и 3 раза за десятилетие. Следовательно, на удовлетворительные и неблагоприятные условия среды приходится большинство лет (Якушкин, 1996). Они не вызывают резких отклонений в темпах размножения овцебыка в силу его адаптированности к новой среде. Иная ситуация складывается в аномально плохой год. На Таймыре за последние 3 десятилетия (1965–1995) очень плохие условия среды весной и летом отмечены дважды: в 1968 и 1989 гг. (Якушкин и др., 1969; Якушкин, 1992). В 1989 г. природный катаклизм (резкое отклонение климата от нормы) захватил не только полуостров Таймыр, но и другие арктические регионы вплоть до северо-востока Аляски. Однако катастрофических последствий в популяциях овцебыка этих регионов не наблюдалось. Тем не менее отмечены неоднократные случаи, в частности, на отдельных арктических островах Канадского архипелага, когда стрессовое состояние среды в 70-х годах приводило к резкому увеличению отхода зверей, а рождаемость телят снижалась до нуля (Urquhart, 1982). На Таймыре популяция овцебыка также испытала в 1989г. небывалое воздействие внешней среды (табл. 57).

Весна 1989 г. была поздней и затяжной, бурное таяние снега началось лишь в начале июля, а р. Бикада вскрылась ото льда в начале первой декады июля, на 15–17 дней позже обычных сроков. Лета практически не было, ибо

Таблица 57

Фенологические показатели для долины р. Бикада, 74° 50' с.ш.

Показатель	1989 г.	1990 г.	1991 г.
Бурное таяние снега	2–12.VII	5–16.VI	18–30.VI
Ледоход на реке	9–11.VII	11–14.VI	24–27.VI
Прилет пуночек	1.V	13.IV	2.V
Прилет гусей	25.V	Нет свед.	28.V
Начало вегетации растительности, первые цветы	30.VI–3.VII	30.V–5.VI	7–12.VI
Средняя / максимальная температура воздуха, °С			
июнь	–5,4/10	–1,8/5	–2,3/15
июль	4,0/20	4,0/20	4,3/26
август	6,0/12	7,8/18	7,5/18
сентябрь	—	–3,1/10	–3,1/2
Снегопад летом	9.VII; 2.VIII	Не отмечен	21.VII; 11.VIII
Ледостав на реке	10.IX	28.IX	26.IX
Размножение пернатых	Плохое	Хорошее	Хорошее
Нагул овцебыков	Неудовлетворительный	Хороший	Удовлетворительный
Гон овцебыков	То же	Активный	То же

приход тепла в тундру был минимальным, в июле и августе выпадал обильный снег. Крупные озера не вскрылись ото льда, и массовая линька гусей прошла на реках. При холодной погоде прирост биомассы растений был ограничен до минимума, а по склонам северной экспозиции он вообще отсутствовал.

На скудных пастбищах нагул зверей прошел неудовлетворительно. Многие стада покинули малокормные возвышенные участки, спустились в поймы рек, где выпасались вдоль русел и по южным береговым ярам и склонам. Во время пастьбы особи широко разбредались (до 100 м), и лишь при переходах на новые пастбища вновь объединялись в стада. За сутки они совершали многокилометровые переходы. Бескормные водораздельные плато пересекали сходу. Намного раньше обычных сроков, в первой декаде августа, стада перешли на осенние пастбища — осоково-пушицевые низины, полигональные болота. На пастьбу тратили в два раза больше времени, чем на отдых. И все же звери ушли на зимовку плохо подготовленными. Гон прошел вяло и в растянутые сроки. Многие самки не были готовы к спариванию.

Весной звери были тощими, особенно годовалые особи и стельные самки, о чем свидетельствовали показатели упитанности и массы, полученные при иммобилизации животных. Истощены были и новорожденные телята, им явно не хватало материнского молока. От обездвиженной лактирующей самки 5-летнего возраста массой 150 кг надоили 20 мая лишь 50 мл молока. Одного теленка обнаружили погибшим с признаками сильного истощения, его масса была равна 6,5 кг (Якушкин, 1992). Яловость самок весной 1990 г. была на 21,5% выше, а приплод примерно на 20 телят меньше, чем в предыдущем году. Таким образом, в сезон 1989/90 г. в размножении популяции произошел срыв, что привело к резкому снижению показателей продуктивности.

Сходную картину пришлось наблюдать нам в июне 1990 г. в популяции овцебыка северо-востока Аляски. В обследованном стаде из 31 особи, где находилось 15 половозрелых самок, имелся лишь один теленок. В популяции полуострова Сьюард (запад Аляски) картина была иной. В одном стаде телята составляли 17,6, в другом — 26,7% (Якушкин, 1992).

Погодные условия весны и лета 1990 г. резко контрастировали с предшествующим годом. Вновь произошло отклонение климата от нормы, но уже в благоприятную сторону, причем оно захватило арктическую зону от Таймыра до Аляски. Весна в обоих регионах наступила на две недели раньше обычных сроков, была бурной и многоводной. На Бикаде вешняя вода затопила все постройки на базе стационара. Основная масса снега быстро растаяла, отмечалась ранняя вегетация растительности. Летом стояла в основном теплая погода, тундра хорошо прогрелась. Относительно теплой была и осень (см. табл. 57). По погодным условиям 1990 г. был схож с 1985 г., когда при продолжительной и благоприятной летне-осенней погоде впервые была отмечена эмиграция стад в другие подзоны тундр. Обилие кормов в летний период 1990 г. способствовало интенсивному нагулу овцебыков, гон у них прошел активно и дружно. В последующие годы дважды отмечались неблагоприятные по экологическим условиям весенне-летние периоды.

Недостаточность летне-осеннего нагула и плохая подготовленность животных к зимовке в 1992 и 1994 гг. позволяла нам прогнозировать значительный отход особей зимой и снижение величины приплода весной. Но в

обоих случаях этого не произошло, мы ошиблись в прогнозах. Дальнейший анализ полевых исследований за ряд лет, в том числе по оценке состояния пастбищ и их использованию овцебыками в летне-осенний период, позволил установить одну из экологических закономерностей таймырской популяции: при повторяющихся воздействиях неблагоприятных условий среды популяция адаптируется к климату и скудным кормам, довольно быстро (на следующий год) выходит из репродуктивного "провала" и достаточно полно использует свои потенциальные возможности. Этому способствует еще и то, что популяция успешно освоила все три подзоны тундр на северо-востоке Таймыра с разными экологическими условиями и пока нигде не отмечено катастрофического срыва воспроизводственного процесса.

ПОЛОВАЯ ЗРЕЛОСТЬ САМОК НА ВОЛЕ

Первоначальная успешная адаптация овцебыков на Таймыре привела к более раннему — на 2 года — наступлению репродуктивного цикла у самок на воле по сравнению с периодом изгородного содержания. Объясняется это наличием в районе обитания достаточно продуктивных пастбищ, позволяющих при хорошем нагуле летом достичь молодым особям высокой упитанности и ранней половой зрелости. Впервые молодые самки, родившиеся на Таймыре (аборигенные), принесли потомство в 3-летнем возрасте, в 1982 г., т.е. они достигли репродуктивного возраста в 2 с небольшим года, или в 27 месяцев. В 1984 и 1985 гг. все 100% самок этого возраста пришли в охоту. К тому же в 1985 г. впервые при очень благоприятных погодных условиях и нормальных условиях лета часть молодых самок (около 30%) достигли половой зрелости и приступили к гону в возрасте старше 1 года, или 15–16 мес. Потомство они дали в возрасте 2 года. Подобное повторилось у части самок в 1991 г. (Якушкин, 1983б, 1986, 1987, 1992; Yakushkin, 1989). За 17 лет (1978–1995) ранняя репродукция самок и первые приплоды от них зарегистрированы лишь четырежды. Наиболее интенсивно самки начинают размножаться в возрасте 2 лет и старше и давать приплод ежегодно, как и в других подобных популяциях вида (Rowell, 1989; Fraser et al., 1992). Заметим, что первая самочка (Пятница), родившаяся в загоне в 1978 г., вступила в размножение на воле только в 3-летнем возрасте и теленка принесла в возрасте 4 года. Задержка срока ее половой зрелости, как и у ее матери из завезенного поголовья, была связана с замедленным физическим и физиологическим развитием в условиях изгородного содержания по причине недостаточного питания.

На о. Врангеля, где овцебыков после доставки отпустили на волю, наступление сроков размножения (первого гона) у двух самок отмечено в возрасте 3–4 лет. В последующие годы, при адаптации к местным условиям среды, самки начали достигать половой зрелости в 2–3 года, как и на Таймыре, а в отдельные благоприятные по экологическим условиям годы — в 15–16 мес (Казьмин, 1983; Ковалев, 1990б).

Анализ обширного биологического материала по зарубежным интродуцированным популяциям овцебыка показал, что большинство самок этого вида достигают половой зрелости также в 2–3 года, а в продуктивные по

кормам годы — в 15–17 мес (Alendal, 1971; Lent, 1974; Smith, 1976; Jingfors, Klein, 1982; Le Henaff, Crête,1989; Olesen et al., 1994 и др.). Ранняя половозрелость самок овцебыков отмечается на Аляске, в Западной Гренландии, Северном Квебеке, Норвегии, а также на фермах. В коренных популяциях овцебыка Канады, Северо-Восточной Гренландии сроки наступления половой зрелости самок те же, что и среди интродуцированных популяций. Однако на северном пределе ареала вида (о. Элсмир, Земля Пири и др.) самки, вероятно, приступают к размножению в более позднем возрасте — в 3–4 года (Tener, 1965; Thing, 1990).

Половая зрелость самцов наступает довольно рано, у отдельных особей — в возрасте 2–3 лет. По крайней мере, 2-летние самцы при хорошем кормлении на фермах способны спариваться с самками и давать потомство (Tael, 1959; Tener, 1965; Smith, 1976). Среди природных популяций, в частности на о. Девон (Канада), также отмечено участие двухлеток в активном гоне (Hubert, 1974). На Таймыре 2–3-летних самцов мы относим к младшему возрастному классу. Они присутствуют в гаремном стаде и довольно активны в период гона, но самец-доминант практически исключает возможность их участия в спаривании. Самцы в возрасте 4 года считаются вполне взрослыми и половозрелыми, однако и они редко возглавляют гаремные стада. В период загонного содержания четырехлетки были самцами-доминантами и субдоминантами (1977–1978 гг.), успешно спаривались с самками того же возраста.

Репродуктивный цикл у самок таймырских овцебыков длится до 11–13 лет, но воспроизводственным ядром популяции являются самки в возрасте 3–9 лет. После 14 лет жизни самки постепенно исключаются из процесса воспроизводства (самцы — раньше). С 9–10 мес они не все приносят потомство каждый год. До 16–18 лет доживают лишь отдельные аборигенные особи (Якушкин, 1989, 1996). За рубежом известны случаи рождения теленка самкой в 15 лет, а на ферме — в 17 лет (Lent, Davis, 1993).

Из сказанного следует, что сроки наступления половой зрелости самок среди разных популяций овцебыка не имеют больших расхождений. Раннее половое созревание молодых самок (от 15–17 мес и старше) и включение их в репродуктивный процесс позволяют большинству популяций вида динамично наращивать численность и расширять ареалы. В этом отношении прогрессирующая популяция овцебыка на Таймыре имеет большие возможности (Якушкин, 1996).

НАГУЛ И ОБРАЗОВАНИЕ ГАРЕМНЫХ СТАД

Сроки и интенсивность нагула овцебыков, обусловливающие время формирования гаремных стад, зависят от наличия продуктивных летних пастбищ. При хорошем питании нагул зверей происходит довольно быстро, при плохом — с большой задержкой. В обычный по погодным и кормовым условиям сезон интенсивный нагул животных длится с конца июня по первую декаду августа, в период гона он заметно снижается, а в сентябре вновь возрастает.

Некоторые зарубежные исследователи считают первые случаи подходов самцов к самкам, наблюдающиеся в июле, проявлением начала гона (Tener,

1965; Smith, 1976; Alendal, 1983b и др.). С этим трудно согласиться, ибо сексуальная заинтересованность взрослых самцов проявляется и в период ложного гона, в предвесеннее время. Вероятнее всего, у взрослых самцов сперматогенез начинается намного раньше наступления сроков настоящего гона. Это закономерно с биологической точки зрения. К спариванию они готовы со второй половины июля, поэтому их подход и обнюхивание самок в это время вполне объяснимы. Самки же, большинство из которых являются лактирующими, запаздывают и с линькой, и с нагулом. Поэтому в июле они не готовы к спариванию. Нет эструсных самок — нет гона. По нашим многолетним наблюдениям за стадами овцебыков, июль — это нагул для всех особей, в том числе и для самца-доминанта. В этот период поведение его спокойное, ритм суточной активности обычен, такой же, как у других особей стада. Следовательно, половозрелые особи активно используют нагульное летнее время перед началом размножения для восстановления энергетических запасов в организме. Подмечено, что летний нагул овцебыков на Таймыре стал более интенсивным и эффективным в результате дальнейшей адаптации к среде. Поэтому время активного гона и массового отела несколько сместилось на более ранние сроки.

Т. Смит (1976) считал, что первая половина июля, с 1 по 17 число, — это время образования гаремов, время предгонного состояния овцебыков на о. Нунивак. После 17 июля начинается гон. В дальнейшем Т. Смит (1989а) признал, что гон начинается с середины августа. По нашим материалам, предгонное состояние таймырских овцебыков проявляется лишь в последнюю неделю перед началом гона, и по срокам может быть или в конце июля, или в первую неделю августа, в зависимости от готовности животных к спариванию. Добавим, что в июле и начале августа отдельные стада овцебыков продолжают контактировать, перемешиваться. В крупном стаде нередко присутствуют 2–3 взрослых самца, которые имеют потенциальную возможность стать предводителем гарема после дробления стада.

По определению Л.М. Баскина (1976), гарем — группа животных, объединенная доминирующим самцом. Гаремное стадо образуется просто. В косяк самок с молодняком вливается сильный и мощный самец-производитель. Если же в летнем стаде находится самец-доминант, то это готовый гарем. Когда в нагульном стаде присутствуют несколько взрослых самцов, то самец-доминант постепенно вытесняет их или они заблаговременно покидают стадо. С ними уходит и часть молодых самцов. Поиск холостыми самцами групп самок начинается с середины июля, усиливается в первой декаде августа и продолжается до конца гона. В стаде, где временно отсутствовал самец-доминант, а находились только молодые самцы (2–4 лет), предводителем становится один из кочующих взрослых самцов.

Сроки образования гаремных стад прослежены нами за 18-летний период (1976–1994), однако ниже приводятся сведения с 1982 г., когда началось формирование популяции. Установлено, что сроки образования гаремов по хронологии растянуты, нечетки, не совпадают по годам. В удовлетворительные по кормам годы (1982, 1983,1987) формирование гаремов отмечалось с середины или 20-х чисел июля по начало августа, в неблагоприятные (1986, 1988) — с конца июля по первую декаду августа, в аномально плохой



Рис. 49. Гаремное стадо: слева — самец-доминант, справа — два молодых самца. Вторая половина июля

год (1989) — с конца июля по 20 августа, а в благоприятные сезоны (1985, 1990) — со второй половины июля. Таким образом, чаще всего гаремы формировались со второй половины июля до начала предгонного состояния — первой декады августа включительно (рис. 49).

Величина нагульных и гаремных стад существенно колеблется по годам. По многолетним усредненным показателям, нагульное стадо несколько меньше гаремного — соответственно 18,0 и 19,8 особи (табл. 58). Это связано с тем, что после отела стада покидают самцы. Летом средний размер нагульного стада наименьший по сравнению с другими периодами жизни овцебыков. Сравним: в популяции овцебыка северо-востока Аляски среднее нагульное стадо в июле насчитывало 18 особей, гаремное в августе — 12,2 (неполные данные), в сентябре — 17,3 особи (Reynolds, 1993).

Таблица 58

Численность нагульных и гаремных стад овцебыков*

Годы	Количество стад	Нагул (июль)		Количество стад	Гон (август)	
		средняя	пределы		средняя	пределы
1985	7	22,6	7–32	8	19,7	13–28
1987	10	20,8	3–40	10	18,9	3–52
1988	8	23,0	7–47	8	24,8	7–62
1989	10	16,0	6–41	14	18,7	6–40
1990	8	20,7	9–25	10	16,9	4–37
1993	10	19,1	8–32	17	22,0	11–50
1994	—	—	—	9	15,3	4–31
1995	16	14,9	7–37	—	—	—
1982–1995	97	18,0	3–47	102	19,8	3–62

* В состав стад не включены одиночки и пары самцов.

Таблица 59

Структура нагульных и гаремных стад овцебыков, %

Структура стад	1988 г.		1989 г.		1990 г.		1993 г.	
	нагул	гон	нагул	гон	нагул	гон	нагул	гон
Самцы								
взрослые	3,7	5,0	0,0	5,3	0,0	10,2	6,9	4,5
молодые	9,3	13,2	6,9	6,9	2,6	8,9	7,2	4,5
Самки								
взрослые	31,4	32,2	38,9	33,7	45,2	36,4	36,3	38,8
молодые	13,9	11,6	7,4	10,2	13,9	10,6	6,3	10,4
Годовики	13,9	14,1	23,4	20,9	20,0	18,6	14,6	13,4
Телята	27,8	23,9	23,4	23,0	18,3	15,3	28,7	28,4

Структура стад в периоды нагула и гона также имеет свои отличительные особенности. В июне — июле во многих стадах полностью отсутствуют взрослые самцы и мало молодых самцов (Якушкин, 1992). С момента образования гаремных стад количество самцов возрастает и достигает в большинстве случаев максимума в разгар гона (табл. 59). Наибольшую долю в нагульных и гаремных стадах составляют половозрелые самки, что способствует оптимальному воспроизводству популяции (рис. 50). Относительно стабильно в стадах поголовье молодых самок, вступающих в репродуктивный процесс в возрасте старше 2 лет.

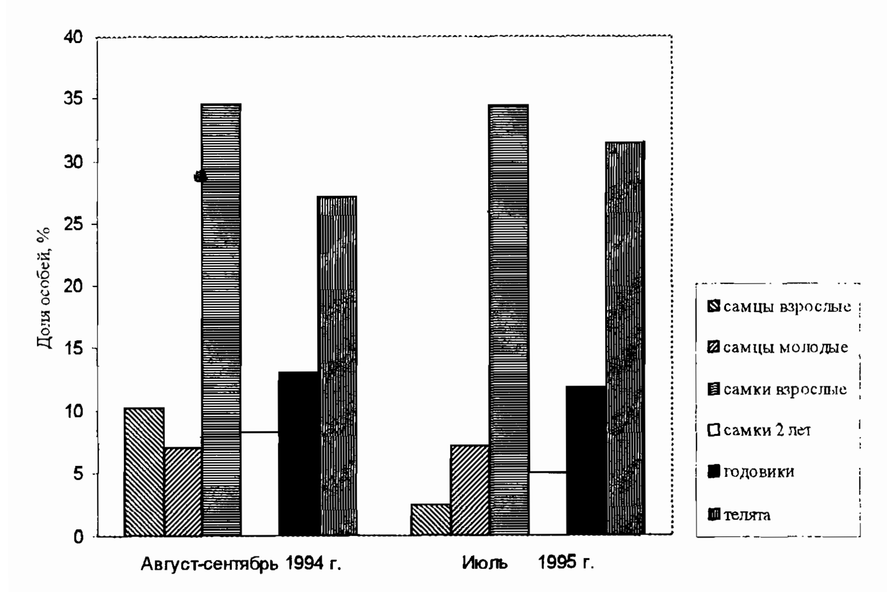


Рис. 50. Увеличение доли взрослых самцов в стадах овцебыков в период гона (август) по сравнению с периодом нагула (июль)

ГОН. ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Задолго до наступления настоящего гона, с середины апреля по первую половину мая, после заметного ослабления морозов и установления ясной погоды, у овцебыков отмечаются признаки ложного гона. Самцы чаще преследуют яловых и других хорошо упитанных самок, иногда делают легкие заскоки. Между взрослыми и неполовозрелыми самцами, а также в меньшей степени среди других особей (годовиков, молодых самок) можно наблюдать поведение, похожее на легкие стычки. Одновозрастные соперники выходят на твердый снежный наст и упираются лбами, толкая друг друга, потом слегка расходятся, пятясь назад и покачивая головами, и вновь сталкиваются. Такая незлобивая борьба может продолжаться до 40 мин. Иногда происходят столкновения лбами сразу трех молодых быков. После нескольких стычек, а порой и агрессивных преследований, один из быков прекращает бой, и соперники мирно расходятся. Очевидно, такие предвесенние легкие турнирные бои позволяют заявить о своем иерархическом ранге в стаде. Взрослый высокоранговый самец отстаивает и подтверждает свое доминирующее положение. То же самое он демонстрирует и в период наступления настоящего гона (Якушкин, 1982, 1983б).

Сроки гона. У копытных видов период гона подразделяется на три этапа: начало, разгар, затухание. Для овцебыков начало сексуальной активности фиксируется с того момента, когда в стаде хорошо упитанные самки приходят в эструс. Они спокойно допускают самца-доминанта к их обнюхиванию, ухаживанию (позы стояния). Образуются первые пары, у гаремного самца резко возрастает активность, его ритм пастьбы и отдыха нарушается. Он начинает проявлять агрессивность по отношению к молодым самцам и становится опасным для человека.

Разгар, или массовый гон наблюдается примерно через неделю после начала, когда большинство эструсных самок группируются вместе с самцом-доминантом. Довольно быстро создаются пары, а после успешного неоднократного покрытия — распадаются.

Затухание гона заметно по поведению гаремного самца и самок: предводитель ведет себя спокойно, ибо большинство самок покрыто, но проверка их, особенно молодых, продолжается. Доминант перестает преследовать в стаде молодых самцов и входит в нормальный ритм суточной активности.

В разных северных регионах мира сроки гона мускусных быков не совпадают по времени и зависят от географической широты обитания популяции, степени нагула животных, состояния погодных условий. Тем не менее, август является основным временем половой активности овцебыков. На Аляске гон наблюдается в западных популяциях с середины августа по первую половину октября (Smith, 1989a), в восточных — с июля по начало октября при пике в августе (Jingfors, 1980; Reynolds, 1993). В Канаде на островах Девон и Батерст половая активность овцебыков отмечена с конца июля по начало октября (Hubert, 1974; Gray, 1987), в Восточной Гренландии — с конца августа по начало октября (Vibe et al., 1982), в Норвегии — с конца июля до середины октября (Alendal, 1983b).

На экспериментальных фермах овцебыков эстральный цикл длится 20–21 день (Rowell et al., 1987; Rowell, Flood, 1989). В период охоты самки имеют многократную течку, разовая длится 12 часов. Выявлено также, что за время гона самцы-доминанты значительно теряют в массе. Эти биологические закономерности должны быть характерны и для природных популяций овцебыка.

На Таймыре сроки начала, разгара и затухания гона овцебыков несколько разнятся по годам, в зависимости от подготовленности животных и наступления похолоданий после окончания полярного дня (Якушкин, 1983б). В первые годы размножения при изгородном содержании зверей сроки гона были сильно растянуты, с августа по начало октября, что было связано с началом вступления самок в репродуктивный процесс. Подобное отмечено также в первый год нахождения стад на воле (1981 г.), когда половую активность проявили молодые двухлетние самки, впервые приступившие к размножению.

В 1982 г., после трех лет обитания овцебыков на воле, половая активность у них наблюдалась довольно рано. Первые признаки гона в стаде (28 особей), находившемся вблизи стационара, зарегистрированы в первую неделю августа. В последующие 5 дней отмечалось усиление гона, самцы активно преследовали самок, делали первые безуспешные садки. С 13 августа наступил разгар гона, достигший пика 21–23 числа. В эти дни было покрыто основное количество эструсных самок. Стадо передвигалось мало, потому что гаремный самец держал самок в подчинении, стопорил их ход. Это был мощный самец в возрасте 9 лет. В гоне участвовали и два 3-летних самца, которых самец-доминант рьяно преследовал. В начале сентября зарегистрировано затухание гона. Самец вел себя довольно спокойно, больше кормился, чем бродил по



Рис. 51. Начало сентября. Гон овцебыков продолжается. На переднем плане самец-доминант ухаживает за молодой самкой

стаду. Все животные начали пастись мирно, свободно, активизировалось перемещение стада по тундре. Гаремный самец регулярно проверял готовность к спариванию непокрытых самок. Это продолжалось до конца сентября — окончания гона (Якушкин, 1983б). Подобное поведение стада в период гона было характерно и для других стад, и для разных лет (рис. 51).

В 1983 г. первые признаки половой активности овцебыков отмечены также рано — 29 июля. Самец-доминант крупного стада (34 особи) подходил к самкам, обнюхивал их, однако они не были готовы к спариванию. В целом для 1983 г. сроки гона были растянуты, время массовой охоты сместилось на конец августа — начало сентября. В этом году впервые не участвовали в спаривании старые самки в возрасте 10–11 лет. Однако в 1985 г. при очень благоприятных кормовых условиях все 100% половозрелых самок (от 2 лет и старше) пришли в эструс. В этот сезон гон был массовым, интенсивным и кратковременным — с середины до конца августа.

Дж. Тенер (1965) указывает для Канады сроки разгара гона с первой по третью неделю августа, т.е. несколько раньше по времени, чем на Таймыре. Он же сообщает, что в штате Вермонт (США) при высокой температуре воздуха самцы овцебыков на ферме не вступали в гон до сентября.

В неблагоприятные по экологическим условиям 1986 и 1989 гг. половая активность овцебыков на Таймыре была слабой, вялой, растянутой по срокам. В 1986 г. начало гона отмечалось со второй, а в 1989 г. — с третьей декады августа. В удовлетворительные по кормам 1992 и 1993 гг. гон в основном закончился к началу и середине сентября. В 1994 г. массовый гон отмечен в течение третьей декады августа. С 30 августа по 5 сентября зарегистрированы первые случаи уходов из стад быков-производителей на осенний нагул и присоединение к этим стадам холостых взрослых самцов, которые в первые часы очень активно, но безуспешно преследовали покрытых самок (Якушкин, 1996).

Можно констатировать, что за более чем 10-летний период существования популяции (1982–1995) сроки начала и окончания гона овцебыков на Таймыре укладывались по времени почти в 2 мес, с первой недели августа по конец сентября для любого по экологическим условиям года. Сроки массового гона, определяющие темп размножения популяции, не превышали 3 недель (как у зубра и бизона) и продолжались с начала второй по конец третьей декады августа при незначительных отклонениях в отдельные сезоны.

Гаремный самец и гаремное стадо. Успешное спаривание овцебыков в разных по численности стадах свидетельствует о том, что при избытке самцов гаремные стада возглавляют элитные быки в возрасте от 6 до 9–10 лет. Это характерно и для стад Канады, Аляски (Tener, 1965; Hubert, 1974). По нашим наблюдениям, такие самцы-производители доминируют в гаремных стадах не один год. Отмечены также случаи, когда 5-летние самцы, физически хорошо развитые, возглавляли гаремные стада, были очень активны, держали их в укромных распадках во избежание столкновений с соперниками.

В первые годы наблюдений и в первых публикациях мы отмечали тот факт, что в процесс размножения вовлекается небольшое количество взрослых самцов, и что в гаремном стаде в период гона находится только один самец-доминант (Якушкин, 1982, 1984, 1989). Это в общем-то характерно

Таблица 60

Размер и структура двух крупных стад овцебыков в период гона (август)

Пол и возраст животных	Стадо №1 (1987 г.)		Стадо №2 (1991 г.)	
	n	%	n	%
Самцы				
взрослые (4 года и старше)	1	1,92	4	5,8
молодые (2–3 года)	2	3,85	8	11,59
Самки				
взрослые (3 года и старше)	18	34,61	23	33,33
молодые (2 года)	5	9,62	5	7,25
Годовики	10	19,23	9	13,04
Телята	16	30,77	20	28,99
Всего	52	100,0	69	100,0

для большинства стад многих популяций (Alendal, 1983; Smith, 1989a и др.). Однако при дальнейших полевых исследованиях нами зарегистрированы случаи нахождения в крупных гонных стадах двух и более взрослых самцов, из которых один выполнял роль доминанта, остальные — субдоминантов. Подобное отмечалось на Бикаде при изгородном содержании животных, где в едином стаде с нарушенной половозрастной структурой было 6 самцов почти одного возраста. Наличие в гонных стадах самцов-доминантов и субдоминантов отмечает также Д. Грэй (1990).

В 1991 г. в районе стационара на Бикаде в течение августа находилось гонное стадо в 69 особей. В нем было 4 взрослых и 8 молодых самцов, 23 самки старше 2 лет (табл. 60). Судя по наблюдениям коллег-биологов, в данном стаде в период массового гона верховодил все же один мощный бык, остальные выполняли роль субдоминантов и не удалялись от стада далее 200–250 м. Серьезных стычек между ними не отмечалось, дробление стада не произошло, наоборот, оно было таким сплоченным, что в августе совершило вдоль Бикады прогулочный маршрут длиной почти в 90 км в оба конца. Во время гона на одного взрослого самца в этом крупном стаде приходилось в среднем по 5–6 половозрелых самок, что соответствовало среднему показателю (5,8 особи), полученному по 64 стадам за 1982–1994 гг. (рис. 52).

В крупных стадах физически сильный и хорошо упитанный гаремный самец может покрыть за период гона до двух десятков половозрелых самок (Якушкин, 1983б). Об этом свидетельствует другой случай встречи вблизи стационара гаремного стада в августе 1987 г., в котором насчитывалось 52 особи (см. табл. 60). Возглавлял его самец-доминант в возрасте 7–8 лет с очень мощными и острыми рогами, крупными лобными буграми и вздыбленной рыжей гривой. В стаде было еще 2 молодых самца — 4 и 2 лет, которых гаремный бык яростно, с храпом преследовал, гнал прочь на 50–100 м. Молодые самцы были осторожны, держались подальше от доминанта, чаще всего на противоположной стороне стада. В нем находилось 18 взрослых и 5 молодых самок. Все они потенциально могли приступить к размножению. Гаремный самец в течение примерно двух недель, с 18 по 30 августа, покрыл большинство самок — 21 из 23, или больше 90%. В первых числах сентября быки в стаде уже вели себя довольно спокойно, самок активно не преследовали, лишь изредка обнюхивали их. К 7–8 сентября гон практически закончился и 12 сентября стадо откочевало

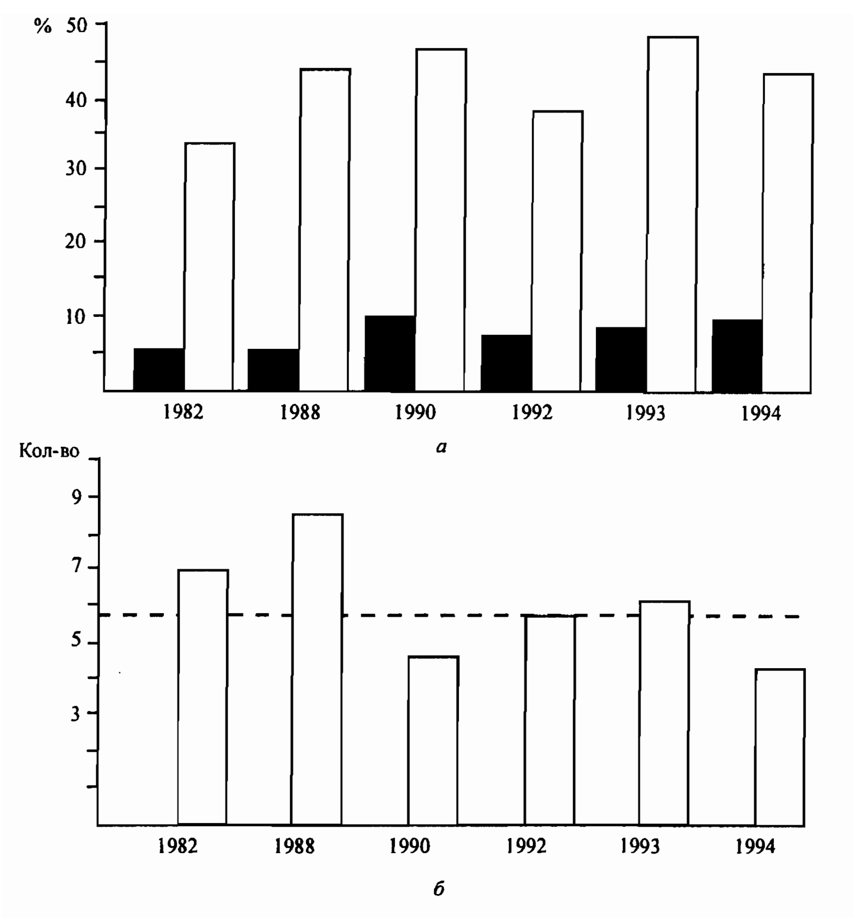


Рис. 52. Соотношение взрослых самцов и половозрелых самок в стадах овцебыков в августе, период массового гона, (а) и количество самок на 1 самца (б):
— самцы взрослые (4 года и старше);
— самки половозрелые (2 года и старше);
---- — среднее количество самок на 1 гаремного самца

на осенний нагул в район вытекшего озера. Там в конце месяца оно объединилось с двумя другими стадами. Крупные гаремные стада, кроме овцебыков, характерны также для зубров, яков, маралов (Баскин, 1974; Федосенко, 1977).

В период гона основным каналом брачной сигнализации является хеморецепция (Корытин, 1978). Самцы узнают о готовности самок к спариванию по издаваемым ими специфическим запахам. Большое значение имеют также звуковая сигнализация (рев самцов), оптический канал, осязание, дополняющие химическую сигнализацию (Мантейфель, 1980).

Рев взрослого быка, означающий признак активного гона, можно слышать в момент подхода его к стаду. Он как бы заявляет о своем появлении и

приближении, вызывает настороженность особей в стаде и особенно самца-доминанта. Нам известен случай, когда холостой бык, передвигаясь по берегу Бикады, зрительно обнаружил на противоположной стороне реки стадо на отдыхе. В тихую ясную погоду рев был хорошо слышен за 500 м. Сородичи в стаде "засекли" самца, но не вскочили, продолжали отдыхать. Бык же не раз пытался переплыть реку, заходил в воду по грудь, долго стоял и ревел, но плыть боялся, возвращался на берег.

Во время брачной поры у половозрелых самцов и самок активно функционирует пара подглазничных желез. У самца секрет желез интенсивно выделяется путем натирания их в момент агрессии — встречи с соперниками (Tener, 1965; Swith, 1976; Якушкин, 1982, Gray et al., 1989 и др.). Выделение секрета железы самкой в момент контакта с самцом свидетельствует о ее высокой сексуальной чувствительности (Smith, 1976). На эструсную самку воздействует резкий запах, исходящий от препуция, мочи и кала гаремного быка. Выделения препуция содержат бензойную кислоту, холестерол, бензальдегид и другие пахучие вещества (Flood et al.,1989b). Этот запах, очевидно, возбуждает самку, ускоряет процесс готовности ее к спариванию.

По нашим полевым наблюдениям, гаремный самец овцебыка в период гона не является по сути ни вожаком, ни лидером стада. В это время он выступает как доминирующая особь при спаривании, как производитель. Гаремного быка, отстаивающего свои права на владение косяком самок путем силы и агрессии, можно именовать "предводителем", или "хозяином" стада. Он сплачивает и стабилизирует стадо, т. е. опять же играет роль доминанта. При передвижении стада с одного участка на другой гаремный самец идет позади самок, и тем самым контролирует их, не позволяет отколоться. Здесь он выступает в роли "пастуха", как у некоторых других копытных, в частности у маралов (Федосенко, 1977). Названия гаремному самцу можно давать разные, однако, на наш взгляд, нет точного слова, отражающего суть его поведения в брачную пору. Поэтому мы чаще всего называем гаремного быка самцом-доминантом. Он остается таковым в стаде и в другое время года.

Агрессивность самцов копытных видов в брачный период хорошо известна. В зарубежных публикациях описаны многие случаи турнирных боев мускусных быков за обладание группой самок (Tener, 1965; Gray, 1973, 1984, 1987, 1990; Smith, 1976; Wilkinson, Shank, 1976 и др.). И все же в большинстве случаев гаремные самцы и их соперники стараются избегать жестоких боев, демонстрируют друг другу лишь позы угроз, как это проявляется у зубров и бизонов.

Д. Грей (1984, 1987) выделяет 9 элементов поведения самцов овцебыка при драках, причем бои могут быть трех типов: между быками одного стада, одиночкой и быком в стаде, между быками разных стад. До момента столкновения самцы-соперники сближаются твердой поступью и с опущенной головой, начинают проявлять нетерпимость, ревут, делая как бы вызов друг другу. Потом при параллельных хождениях и угрожающих позах демонстрируют свою силу. Если после этого соперники не разошлись, начинается подготовка к бою путем стимулирования (натирания) подглазничной железы, рытья рогом или копытом земли, устрашающего рева. Затем наступает момент, когда быки почти одновременно, метров с 30–50, бросаются на-

встречу друг другу с большой скоростью, сшибаясь лбами. После удара соперники отступают назад, пятясь и покачивая головами, и готовятся к новому броску. Таких столкновений за один бой бывает до 33–40 (Gray, 1987). Порой самцы сильно расшибают лбы, кровь течет из ноздрей и ушей. Смертельные случаи бывают не только после мощных ударов в лоб, но и во время преследования победившим быком своего поверженного соперника, когда первый настигает второго и резким движением головы наносит ему рогом рану в бок. Подобным образом погиб на Бикаде в конце июля 1978 г. самец-субдоминант интродуцированного стада, когда самец-доминант при преследовании настиг его и нанес смертельную рану в область лопатки. П. Уилкинсон и К. Шэнк (1976) свидетельствуют о довольно значительной (в пределах 5–10 %) гибели самцов в турнирных боях в разгар гона на о. Банкс.

На Таймыре настоящих боев между взрослыми быками зарегистрировано очень мало, единицы. Автор видел бой вблизи лишь один раз, 7 июля 1980 г., когда одно стадо находилось еще в загонах, а второе — на воле. Самцы-доминанты этих стад в возрасте 7 лет выпасались год назад в едином стаде и хорошо знали друг друга, но в течение года не контактировали. Сейчас они решили подтвердить статус доминанта и свою силу боем. После подготовки быки наносили с разбега удары друг другу в лоб точно на границе металлической изгороди, разделявшей их. Во избежание беды — запутывания рогами в проволоке — пришлось помешать необычному бою. От криков и ударов по металлу самцы обратили, наконец, внимание на человека, приподняли головы, фыркнули и понеслись голопом вдоль загородки. На одном из участков бык с наружной стороны попытался еще раз достать соперника ударом. Он резко развернулся к

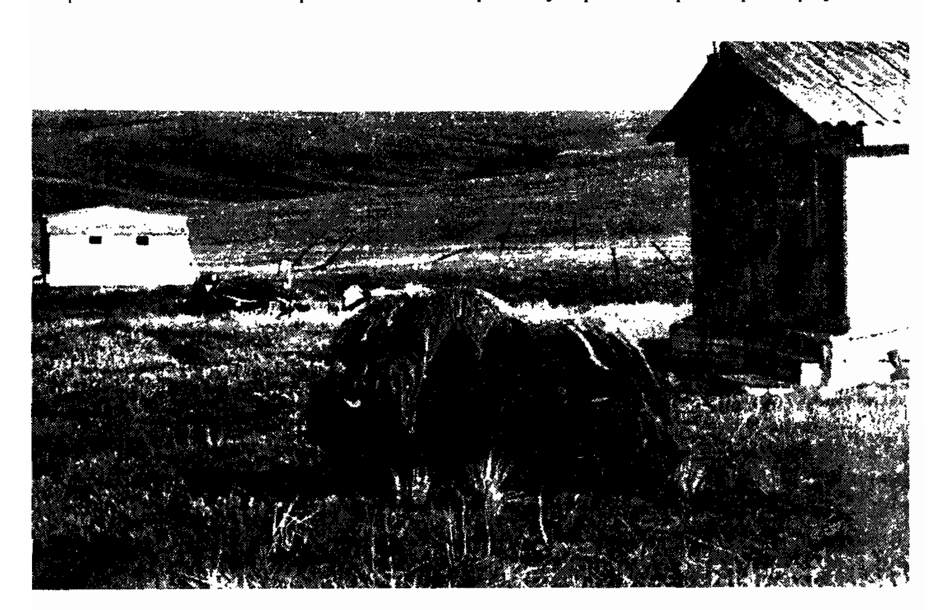


Рис. 53. В поисках косяка самок в предгонный период холостые быки нередко забредают на базу стационара, расположенную на берегу р. Бикада

линии изгороди и нанес сильнейший удар по загородке. Она спружинила и моментально отбросила его назад. Бык опешил, сразу успокоился и побрел к своему стаду.

Из многолетних исследований гаремных стад в долине Бикады можно заключить, что довольно редкие турнирные схватки и отсутствие случаев гибели быков в брачную пору объясняются в первую очередь невысокой плотностью стад в долине и тем, что многие самцы из-за совместных зимовок, частых контактов и перемешивания стад в другие сезоны года хорошо знакомы между собой, знают свой ранговый статус и потому при встречах обходятся лишь угрозами. Об этом можно судить и по характеру поведения самцов во время ложного гона, когда отмечаются легкие стычки. Безусловно, гаремный самец в брачную пору очень агрессивен, демонстрирует сопернику свою мощь, и по этой причине самец-одиночка, появившись у стада, как правило, не вступает с ним в бой из страха, тем более что пришелец нередко является самцом-субдоминантом этого же стада. В августе 1994 г. был случай, когда при подходе к гаремному стаду, находившемуся на закустаренной ложбине ручья высокого водораздела, оба быка — доминант стада и, вероятно, субдоминант, находившийся в 700 м от стада, постепенно сошлись и оттеснили человека от стада, вынудили уйти как нежелательного субъекта. Широко кочующие холостые самцы редко натыкаются на гаремные стада, ибо последние порой уходят от основных путей кочевок в более укромные участки тундр и во время массового гона редко покидают их (рис. 53). И все же смена самцов-доминантов в стадах происходит регулярно. Более старые быки с притупленными рогами, потерявшие былую силу (в возрасте 11–12 лет), не формируют гаремные стада, они начинают вести холостую жизнь.

Половое поведение самцов и самок. Для овцебыков характерен довольно полный набор элементов полового поведения. Это в основном касается гаремных самцов. Т. Смит (1976) выделяет 10 элементов, а Д. Грэй (1990) — 15 элементов сексуального ухаживания самца за самкой, что в общем свойственно и таймырским овцебыкам. Однако мы сделали небольшие уточнения в названиях и выделили некоторые другие подмеченные нами категории ухаживания — всего 14 элементов: 1) ориентация на самку или группу эструсных самок; 2) подход с грозным видом и вздыбленной гривой (иногда с ревом или на негнущихся ногах) к самке и контакт с ней; 3) удар передней ногой или толчок мордой в корпус или зад самки; 4) обнюхивание ано-генитальной области; 5) флемена, или полуоткрытие рта и вывертывание верхней губы; 6) потирание телом (обоюдное); 7) обоюдное кружение с покачиванием головой (у самца); 8) позы стояния при контакте (11 вариантов, рис. 54); 9) подбрасывание передней части тела около самки (не всегда); 10) расположение подбородка на крупе самки; 11) подготовка к садке (напряженное стояние или подталкивание самки сзади); 12) заскок, или атака; 13) садка, или спаривание с интромиссией и эякуляцией; 14) соскок и готовность к повторной садке.

Стремление самца к сближению и контакту с самкой приводит к образованию брачной пары на 1–2 дня. Они гуляют по стаду, тревожат отдыхающих сородичей. Во время спаривания бык отгоняет кивком головы или сопением телят и годовиков. Из всех элементов ухаживания самца за самкой

1. Параллельно направленная	2. Параллельно-несимметричная	3. Параллельно-противоположная	4. Противоположная от крупа
5. Перпендикулярная к крупу	6. Перпендикулярная к туловищу	7. Под тупым углом друг к другу	8. Под острым углом друг к другу
9. Позиция голова к голове	10. Позиция валетом	11. Стояние друг за другом	

Рис. 54. Позы стояния самца и самки овцебыка при контакте во время гона

главным является момент спаривания. Очевидно, здесь многое зависит от возраста и опыта самца, размера гарема. Первые садки, как правило, безуспешные, без покрытия самок. По данным Д. Грэя (1990), садки могут длиться от 1 до 15 с. Более длительные из них сопровождаются тазовыми толчками. Т. Смит (1976) считает, что интромиссия достигается в том случае, если самец находится в положении садки в среднем 7 с, зажимает самку передними ногами и выполняет тазовые толчки. В момент атаки самец издает храп. Исследователь приводит данные наблюдений, когда бык предпринял 26 садок в течение 32 мин, причем из них 5 оказались успешными. По нашим наблюдениям, в 1978 г. 4-летний самец 22 августа за 3 мин сделал 5 садок и покрыл самку.

В 1982 г. были проведены более обширные наблюдения за спариванием самцов — от начала до затухания гона. Во время пика гона, 22 и 23 августа, 9-летний самец-доминант, возглавлявший стадо из 28 особей, добился успешного спаривания за 9 ч с 3–4 самками. Первую он покрыл за 4 мин, в течение которых проделал 3 садки по 5–6 с, вторую — спустя 2 ч 15 мин, причем сначала сделал 2 быстрых заскока, потом за 15 мин — 7 садок от 2 до 6 с каждая (в среднем 4,5 с) с зажимом и толканием. Третью самку он покрыл за 3 садки по 5–7 с. В данном стаде находились 11 половозрелых самок. За 5 дней, с 19 по 23 августа, гаремный бык покрыл не менее 5–6 самок, а к концу августа почти всех, за исключением 1–2 молодых.

Во время разгара гона самец-доминант мало пасется и отдыхает, и много передвигается (до 60–63% времени), в то время как остальные особи в стаде тратили на пастьбу и отдых соответственно 40 и 60% времени. В первых числах сентября в наблюдаемом стаде произошло затухание гона, покрытие самок не зарегистрировано.

В конце августа 1987 г. проведены многочасовые наблюдения за крупным гаремным стадом из 52 особей. В разгар гона самец-доминант покрыл за 12 ч наблюдений лишь 1 самку, сделав 4 садки от 2 до 5 с и затратив на это 19 мин. Гаремный бык, как и в вышеописанном случае, до 56,4% активного времени затрачивал на хождение по стаду за самками. Можно констатировать, что успешного спаривания опытный самец достигает за 3–5 садок при продолжительности каждой от 5 до 7 с.

Для эструсных самок овцебыков Т. Смит (1976) указывает три варианта реакции, или полового поведения: подчинение, избегание и агрессия. Мы не совсем согласны с подобными названиями реакций, не считаем их вполне типичными и полными. Для самки характерны те же позы стояния, кружения, потирания телом, что и для самца. Самка, особенно отдыхающая, позволяет самцу обнюхать себя, но если она не готова к спариванию, то проявляет не агрессивность, а неповиновение, уходит или встречает самца в лоб, упирается ему в бок, кружит его, чтобы прекратить ухаживание. Самец нередко выражает покровительственную позу: стоит около самки с опущенной головой. Эструсная самка послушно уводит за собой самца. Она проявляет интерес к нему, трется о его тело, иногда становится рядом с той самкой, которую преследует самец. Самки в период спаривания не враждуют между собой, порой собираются группой, иногда заскакивают друг на друга. У многих из них еще продолжается лактация, но они готовы к копуляции (Якушкин, 1983б).

БЕРЕМЕННОСТЬ И ОТЕЛ. НОВОРОЖДЕННЫЕ ТЕЛЯТА

Сроки беременности. Среди природных популяций овцебыков период беременности самок установлен с достоверной точностью и без больших расхождений по разным регионам. Для популяции данного вида в Канаде срок указан 8–9 мес (Tener, 1965), в Восточной Гренландии — 8 мес (Vibe et al., 1982). На фермах данные сроки таковы: штат Вермонт (США) — 246 дней (Tener, 1965), провинция Саскачеван (Канада) — 231-240, в среднем 233 дня (Pharr, Rowell, 1989); Норвегия 35–36 недель, или 8–8,5 мес (Alendal, 1971); Московский зоопарк — 244 дня (Гавердовский, 1980). Подытоживая эти цифры, можно заключить, что беременность самок овцебыка укладывается в срок 8–8,5 мес.

На Таймыре, по нашим наблюдениям и расчетам, одна 4-летняя самка овцебыка с ушной красочной меткой была покрыта в конце августа 1979г., а потомство принесла 16 мая 1980 г. Период ее беременности составил 8,5 мес. По другим данным за ряд лет срок беременности был равен 8–8,5 мес. (Якушкин, 1992).

Сроки и места отела. В период изгородного содержания овцебыков сроки отела, как и гона, были растянуты — с 15 апреля по 25 июня. Подобное наблюдалось и на о. Врангеля в первые годы (Казьмин, 1983). Для интродуцированной

Таблица 61

Период отела овцебыков на Таймыре

Год	Общие сроки отела		Продолжительность, дней	Разгар отела	
	начало	окончание		сроки	продолжительность, дней
1982	20.IV	15.VI	57	23.IV–11.V	19
1983	21.IV	15. VI	56	23.IV–5.V	13
1984	23.IV	25.V	33	23.IV–2.V	10
1985	18.IV	27.V	40	24.IV–5.V	12
1986	17.IV	5. VI	50	27.IV–11.V	15
1987	20.IV	30.V	41	29.IV–10.V	12
1988	21.IV	30.V	40	1.V–9.V	9
1989	21.IV	3. VI	44	27.IV–3.V	7

популяции в горах Норвегии самый поздний срок отела зафиксирован 20 июня (Alendal, 1971).

При нахождении овцебыков Таймыра в естественных условиях отел зарегистрирован с 18 апреля по 15 июня, в пределах почти 2 мес (табл. 61). С 1984 г. сроки отела не превышали 50 дней, он заканчивался в конце мая — начале июня, т.е. с меньшим разбросом во времени. При активном гоне массовый отел проходил в сжатые сроки: в последнюю неделю апреля — первую декаду мая, т.е. около двух недель (Якушкин, 1982, 1983б, 1987). В 1985 г. за 15 дней разгара отела (24.IV–8.V) во всех 4 стадах популяции отелились 33 самки из 36, или 91,7%.

Смещения сроков отела на более поздний период в жестком климате Таймыра не произошло, скорее, наоборот, эти сроки стали более короткими, сжатыми, особенно период массового отела (рис. 55). К примеру, в 1982 г. из 16 самок 9 (56,2%) принесли телят в апреле, чего не отмечалось в предыдущие годы. Мы считаем, что сроки гона и отела за период формирования популяции (1982–1992 гг.) в основном стабилизировались. Сохраняются и рано, и поздно родившиеся телята (Якушкин, 1983б,1987).



Рис. 55. Одно из крупных стад овцебыков: 41 особь основного поголовья и 16 телят-сеголеток. 4 взрослых самца покинули стадо. Первая декада мая 1987 г.

Таблица 62

Очередность отела самок овцебыков в стаде из 25 особей и погодные условия в долине р. Бикада, апрель 1982 г.

Дата отела	Номер новорожденного	Температура воздуха, °С		Характер погоды
		утро	полдень	
20 апреля	1	–27	–11	Ясно, тихо
21 апреля	2	–30	–16	Пасмурно, слабый ветер
23 апреля	3	–27	–17	То же
26 апреля	4	–27	–18	Снегопад
27 апреля	5	–21	–14	Пасмурно, ветер 5–7 м/с
28 апреля	6	–21	–10	Ясно, штиль
3 мая	7	–18	–5	Ясно, тихо, капель

По северным регионам мира сроки отела мускусных быков таковы: в Канаде — с конца апреля по конец мая, на о. Элсмир — с 17 апреля по 15 мая (Tener, 1965), на о. Банкс — 8–10 апреля (начало) (Latour, 1987), на о. Батерст — середина апреля — середина июня (Gray, 1984); в Норвегии — те же сроки (Alendal, 1983b); в Восточной Гренландии (Земля Джеймсона) — с конца апреля по 20 мая (Thing et al., 1987); на северо-востоке Аляски — последние числа апреля — середина мая (Reynolds, 1993), на о. Нунивак — с начала апреля по 20-е числа или конец июня (Lent, 1974; Swith, 1976). Д. Грэй (1990) обобщил собственные и другие данные по отелу овцебыков в Канадской Арктике и указал довольно точные сроки отела, которые укладываются в 2 месяца: середина апреля — середина июня. Массовый же отел длится 14–15 дней: последняя неделя апреля — первая неделя мая. Эти сроки характерны и для Таймыра.

Отел овцебыков на северо-восточном Таймыре происходит в местах зимнего обитания стад. Нечто подобное наблюдается в тундрах Канады и северо-востока Аляски (Tener, 1965; Reynolds, 1991). Места отела в бассейне р. Бикада — это предгорья Бырранга, долина Бикады и тундры в районе гряды Киряка-Тас. Очередность отела в конкретном стаде овцебыков с указанием состояния погоды показана в табл. 62.

С 20-х чисел мая, после окончания массового отела и подроста новорожденных телят, многие стада начинают медленно кочевать по тундре в поисках малоснежных и кормных угодий, закрепляются перед весенним половодьем на более сухих участках тундр. Самки, запоздавшие с отелом, приносят телят во время перемещения стад.

Акт отела. Определить визуально в стаде беременную самку овцебыка накануне отела чрезвычайно трудно. Даже при отлове животных на о. Нунивак специалисты, державшие их в руках, не могли предположить и установить факт беременности молодых самок за месяц до отела. После доставки их на Таймыр они абортировали. У овцебыков глубокая грудь, горб, густой и пышный волосяной покров скрывают признаки беременности. В поле нам удавалось подметить некоторые отклонения в поведении самки перед отелом лишь при долгих круглосуточных наблюдениях за стадом (Якушкин, 1987). Самка начинает вести себя осторожно, не лезет в середину стада, за день-два до отела ее беспокойство усиливается. Нередко она отходит от стада или

держится у его края, часто ложится и встает. Подобное поведение характерно для многих видов копытных (Баскин, 1976). По наблюдениям за ряд лет, самки овцебыка приносят телят в стаде (взрослые и старые высокоранговые особи) или рядом с ним (в основном молодые, первый раз телившиеся особи). При изгородном содержании зверей, скученности выпаса и агрессивности из-за пастбищной конкуренции взрослых особей отел самок происходил, как правило, на краю стада или в нескольких десятках метров от него.

Перед отелом самка выбирает участок чистого и ровного снега, а в некоторых случаях, в конце периода отела, сухую бесснежную бровку или проталину. Если в стаде после первых отелов образовалась материнская группа, очередная беременная самка перед отелом в целях безопасности пытается примкнуть к ней, но ее туда не допускают, гонят прочь. Она может влиться в эту группу лишь после рождения детеныша.

В 1984, 1985 и 1987 гг. нами подмечен и зарегистрирован подробно сам акт отела. Первое наблюдение проведено во время круглосуточного дежурства у стада из 39 голов 23-24 апреля. В поздние вечерние часы за 2 ч до отела самка, находясь в стаде, начала проявлять беспокойство, часто ложилась и вставала. В течение 110 мин она 14 раз отдыхала и 15 раз стояла, затратив соответственно 92 и 18 мин. После подъема крутилась на месте. Предродовые схватки начались в полночь и продолжались 10 мин. За это время самка 3 раза ложилась и 2 раза вставала. Лежала то на правом, то на левом боку, вытягивала в сторону ноги и слегка их приподнимала. После очередного подъема встряхивалась. При последующей лежке на правом боку зафиксирован выход плода. Это был второй детеныш в стаде. После акта отела самка сразу же встала, дважды резко развернулась вокруг своей оси и тем самым, очевидно, освободилась от околоплодной пленки. Детеныш зашевелился через 5 мин, сделал попытку встать на колени, подползти к матери, но беспрестанно падал и кувыркался на снегу. Спина и бока его покрылись инеем и снегом. Температура воздуха в ночные часы достигала –25° С, дул легкий ветер. Самка начала облизывать детеныша, сушить шкурку. За первые 40 мин жизни теленок 12 раз вставал и 11 раз падал, затратив на это 16 мин, на отдых ушло 20 мин. Первый раз он встал на колени на 13-й мин своей жизни, всего на 2 с, на 28-й мин стоял уже на четырех ногах. На 42-й мин зафиксировано первое молочное кормление продолжительностью 1 мин. На 53-й мин теленок прошел за матерью 10 м (Кацарский, 1986, 1987; Якушкин, 1987).

Второе наблюдение за актом отела опытной самки в стаде (22 особи) было проведено 26–27 апреля. Родовые схватки также начались в полночь, длились 8 мин. За этот промежуток времени самка 2 раза лежала и столько же стояла, крутилась на месте 7 раз, приседала на задние ноги, расставляла их. Во время лежки на правом боку вытягивала и приподнимала ноги, двигала тазом, лежала пластом. После подъема встряхивалась, слегка передвигалась. Перед родами самка остановилась, широко расставила задние ноги, опустила таз, и теленок выпал на снег. Она была в 10 м от других особей стада. Такой способ отела был, судя по всему, вынужденным, потому что стадо тронулось с места, уходило на другой участок пастьбы и стельная самка заторопилась, боясь отстать. Однако стадо застопорило ход, самка успо-

коилась. Первые 14 мин она интенсивно облизывала детеныша: голову, уши, шею, потом тело. На 15-й мин он заблеял. В течение первых 40 мин детеныш более десятка раз вставал и падал, подползал к матери, тыкался в ее ноги. На 25-й мин после родов у самки выпал послед, она интенсивно глотала снег. Теленок первый раз встал на колени на 20-й мин, на 41-й встал на четыре ноги. После отдыха обоих (24 мин) самка не успела покормить дитя молоком, пошла вслед за уходящим стадом. За 30 мин они прошли около 400 м. Первое молочное кормление состоялось после 2 ч 40 мин жизни теленка, когда самка влилась в стадо. Детеныш прошел за ней по заснеженной тундре без кормления 700 м.

Наблюдение за отелом очередной самки в крупном стаде (44 особи) наблюдали 30 апреля 1987 г. в долине р. Июньская, недалеко от предгорий Бырранга. Родовые схватки у самки начались днем, в 16 ч. Как и предыдущие самки, она проявляла сильное беспокойство перед родами: крутилась на месте, открывала рот, широко расставляла задние ноги. В 16 ч 10 мин у самки произошли роды (лежа). Через минуту она уже обнюхивала и облизывала детеныша. Он был довольно резвым, уже на 5-й мин стоял 2 с на ногах. Правда, мать помогала ему мордой приподняться. Через 10 мин прошел за матерью 1–2 м. Спустя еще 2 мин, когда мать отошла примерно на 2 м, заблеял. Потом подошел к матери, начал тыкаться в бок, ноги, сосать шерсть. Неоднократно падал и вставал — всего 30 раз до первого молочного кормления. Оно произошло в 16 ч 44 мин, на 33-й мин жизни теленка. На месте отела был обнаружен в 20 ч послед, самка его не съела.

Для примера приведем наблюдения за отелом самки овцебыка в Московском зоопарке (Говердовский, 1980). Роды продолжались 55 мин. Спустя 25 мин теленок встал на ноги, на 50-й мин начал кормиться молоком. Через 3,5 ч у самки отделился послед. Как видим, и в неволе процесс отела, первых контактов матери и детеныша близок к таковому на свободе.

Из сказанного следует, что акт отела у овцебыков проходит довольно быстро. Родовые схватки длятся 8–10 мин. Самка рожает чаще лежа, в стаде или рядом с ним. Новорожденный встает впервые на четыре ноги через 5–28 мин, подает голос на 12–15-й мин, получает первую порцию молока на 35–50-й мин жизни.

Погодные условия в период отела. По хронологии рождение телят овцебыков происходит в позднезимний и предвесенний периоды, когда еще устойчивы отрицательные температуры воздуха. На Таймыре во второй половине апреля (начало отела) морозы заметно снижаются, смягчаются арктические ветры. Жесткость погоды падает, однако в отдельные дни температура может достигать –30...–35° С, случаются пурга, ураганы, но много и штилевых дней (табл. 63). В пургу новорожденные телята ложатся поближе к матерям, калачиком. В ясную и тихую погоду, наоборот, располагаются на отдых свободно, зачастую лежат в комфортной позе — пластом, получая хорошую дозу солнечной радиации. В мае погода значительно улучшается, отмечаются дни с положительной температурой, капелью, образованием проталин. Условия отела в этот период для овцебыков можно считать относительно благоприятными. В первой половине июня погода еще больше благоприятствует отелу, на солнце воздух прогревается до +10...15° С, пурги уже редки и непродолжительны.

Таблица 63

Погодные условия в долине р. Бикада в период отела овцебыков

Месяц	1989 г.					1991 г.				
	дата	температура, °С		число дней		дата	температура, °С		число дней	
		в тени	на солнце	без ветра	с пургой		в тени	на солнце	без ветра	с пургой
Апрель	1–30	–24,7	–7	12	11	6–30	–23,6	–8	6	10
Май	1–31	–8,7	–1	12	6	1–24	–13,1	–3	9	3
Июнь	1–17	–5,4	10	6	1	1–12	–2,3	15	2	1

По данным исследований А. Бликса и др. (Blix et al., 1984b), в условиях эксперимента новорожденные телята овцебыков в 4-дневном возрасте могли переносить морозы до –30° С, но когда их подвергали воздействию такой же низкой температуры в сочетании с ветром 10 м/с, они страдали от гипотермии. В природных условиях Таймыра при подобных проявлениях внешней среды родившиеся в апреле телята успешно выживают, но холодовая дрожь все-таки наблюдается, иногда лишь в первые минуты и часы жизни детеныша, когда он еще сырой. В такие моменты новорожденный компенсирует большую потерю тепла за счет быстрого окисления внутреннего бурого жира, богатого митохондриями и обладающего огромной способностью к теплообразованию в организме. Это свойственно детенышам многих видов копытных (Слоним, 1976; Шилов, 1985).

Соотношение полов при рождении. За рубежом на большом биологическом материале при отстреле овцебыков в 80-х годах было определено соотношение полов у эмбрионов. На островах Нунивак и Нельсон (Аляска) это соотношение по средним показателям составило: самцы — 51,4, самки — 48,6% (Dinneford, Anderson, 1984), на о. Банкс (Канада) — соответственно 52,1 и 47,9% (Latour, 1987). Однако по отдельным годам половое соотношение эмбрионов и родившихся детенышей может быть в пользу самочек или равным, как это зарегистрировано среди островных популяций Аляски. Вероятнее всего, на соотношение полов влияют условия питания (White et al.,1995).

На Таймыре при первом массовом отеле овцебыков в 1979 г. родилось 6 самцов и 5 самок (соотношение 54,5:45,5). В 1980 г., по ориентировочным данным, среди 10 новорожденных телят незначительно преобладали самки, а в 1985 г. при отлове телят для мечения — самцы. По другим годам это соотношение было близко к 50:50 (Якушкин, 1982, 1987). Наши данные подтверждают, что для большинства лет размножения в период роста и формирования популяции соотношение полов среди рожденных телят было в пользу самцов.

Двойни. Самка овцебыка приносит, как правило, одного теленка. Этот биологический закон выработан эволюционно и закреплен генетически. Двойни очень редки, не характерны для данного вида, но они наблюдаются и в природных популяциях, и на фермах (Tener, 1965; Spencer, Sensink, 1970; Alendal, 1971; Dinneford, Anderson, 1984; Reindl et al., 1993 и др.). На Бикаде первую двойню наблюдали при массовом отеле овцебыков в 1979 г., когда американская 5-летняя самка принесла 6 мая, видимо, двух детенышей — самочек. К сожалению, оба теленка погибли (Якушкин, 1983б, 1987). В июле

1993 и 1995 гг. встречали вблизи базы стационара двух взрослых самок в разных стадах с парами телят, причем последние стойко придерживались своих матерей даже в том случае, когда семейная группа отставала от стада.

За рубежом, в частности в популяциях овцебыка на островах Нунивак и Нельсон, из 102 обследованных беременных самок в 1981–1982 гг. 98 имели по одному плоду (96,1%), а 4 — по два плода (3,9%) (Dinneford, Anderson, 1984). Зачастую двойни приносят самки 4 лет и старше. Ряд исследователей считают, что появление двоен у овцебыков обусловлено благоприятными условиями среды, в частности питания.

Масса телят при рождении. Размеры новорожденных у млекопитающих коррелируют с размерами родителей и продолжительностью беременности (Суровцева, 1968). К примеру, размеры телят у зубров и бизонов значительно больше, чем у овцебыков. Однако из всех видов копытных овцебык наиболее приспособлен к суровым условиям среды, и потому детеныши этого вида рождаются хорошо развитыми, физиологически сформированными, защищенными густым мехом, с хорошо развитыми врожденными инстинктами.

Сведений о массе новорожденных данного вида среди природных популяций не так много, больше их по фермам. Так, по обобщенным многолетним показателям взвешиваний на фермах овцебыков Аляски, масса детенышей при рождении равна 9,75 кг (n=155), в том числе самочек — 9,72, самцов — 9,77 (Lent, Davis,1993). Другие исследователи приводят массу новорожденных на фермах в пределах 8–12 и 9–11 кг (Blix et al., 1984b; White et al., 1989b). В Берлинском зоопарке эти показатели колебались от 7,5 до 13,3 кг (Claus, 1981).

Для природных популяций мускусного быка исследователи указывают разную массу новорожденных телят: для Канады — 8 кг (Tener, 1965), о. Банкс — 10 (Latour, 1987), Северо-Восточной Гренландии — 10–12 (Vibe et al., 1982). На Таймыре телята первых приплодов были некрупные. К примеру, погибшие 6 мая 1979 г. две самочки имели массу тела при рождении 7,34 и 8,47 кг. Другие телята (2 самочки и 5 самцов) в возрасте 5–6 дней весили соответственно 11,89 и 12,42 кг, а при рождении (расчетные данные) — в пределах 9,5–10. Двухнедельные самцы весили 16,2 кг (n=3). Следовательно, масса новорожденных телят на Таймыре колеблется в пределах 7,5–10 кг. Телята на молочном кормлении довольно быстро набирают массу: за месяц жизни она удваивается. При воспитании на Бикаде самочки Нэтти ее масса в июне удвоилась за 28 дней при среднесуточном приросте 462,5 г.

МОЛОЧНОЕ КОРМЛЕНИЕ.
ПЕРЕХОД ТЕЛЯТ НА РАСТИТЕЛЬНУЮ ПИЩУ

Врожденные инстинкты у новорожденных детенышей овцебыка, как и у других видов копытных, проявляются достаточно сильно. Первейшие функциональные реакции — движение, подъем на ноги, приближение к матери, подползание под брюхо, поиск вымени, сосание. Это удается ему не сразу. Детеныш быстро устает, падает, отдыхает, вновь встает. Инстинкт побуждает его

Таблица 64

Интенсивность и продолжительность молочных кормлений телят овцебыков по многолетним данным (1979–1987 гг.)

Возраст телят	Количество кормлений в сутки	Длительность кормления в сутки, мин	Разовое кормление, с	
			среднее	пределы
1-е сутки	18–20	35–50	165	60–540
2-е сутки	9–19	27–50	167	60–480
3-и сутки	6–9	14–20	135	45–300
4-е сутки	4–8	14–17	158	45–360
10–14 дней	4–8	4–11	107	30–240
15–20 дней	2–6	3–10	—	15–240
1 мес	1–4	1–3	20	15–60
1,5 мес	0–4	0,5–1,5	15	15–40
2 мес	0–2	—	—	10–20
4 мес	0–1	—	—	10–20

искать соски, чтобы получить первую порцию высокопитательного молозивного молока. У матери детеныша характер функциональных действий после отела таков: подъем после выхода плода, разворот к детенышу, обнюхивание и облизывание, принятие позы, удобной для новорожденного, или подталкивание его под себя, спокойное стояние при кормлении, переступание после окончания сосания, обнюхивание и облизывание мордочки теленка.

Как сказано выше, первое молочное кормление новорожденного происходит после нескольких десятков минут его жизни. В первые сутки мать кормит его обильно и часто, по 18–20 раз, затрачивая на одно полноценное кормление от 1 до 9 мин (табл. 64). При насыщении теленок сам бросает вымя или его принуждает к этому мать, слегка переступая ногами. После сосания детеныш, как правило, тут же ложится, а мать стоит рядом, обнюхивая и облизывая его, потом пасется рядом с ним или ложится (Якушкин, 1983б).

На вторые сутки молочные кормления также часты и продолжительны. К примеру, лактирующая самка кормила 2-дневного теленка 26–27 мая 1980 г. 18 раз, в среднем через каждые 75 мин, с общим временем кормления 48 мин 43 с, или по 130 с за 1 раз с разбросом от 60 до 420 с (рис. 56).

На третьи сутки жизни теленка интенсивность молочного кормления возрастает, а общее время кормления существенно снижается — до 14–20 мин. На четвертые сутки сокращение количества и времени молочных кормлений еще более заметно. Эта закономерность характерна и для последующих дней, недель, месяцев.

У разных самок количество молочных кормлений в первые дни и недели неодинаково. Вероятно, все зависит от их физиологического состояния, упитанности, проявления материнского инстинкта, функционирования молочных желез и скопления молока в вымени. Еще при изгородном содержании стада и при первом массовом отеле было подмечено, что молозивное молоко у некоторых самок появляется не сразу после акта отела. Задержка с первым молочным кормлением составляет 3–4 ч, а некоторые пугливые самки даже бросают на время детенышей. Их кормят другие лактирующие самки, более спокойные и молочные, с сильным материнским инстинктом. Такие самки, в

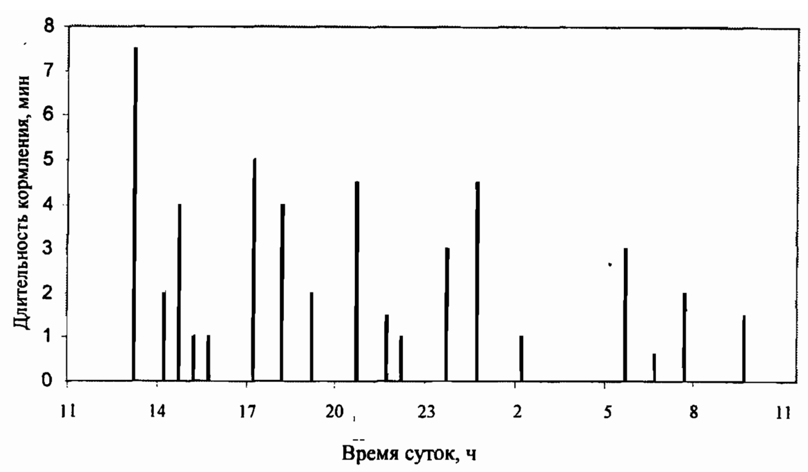


Рис. 56. Динамика молочного кормления 2-дневного теленка в течение суток. Бикада, 1980 г.

основном молодые, очень обильно кормят своих телят. Так, самка, принесшая теленка 27 апреля 1985 г., за первые 6 ч материнства осуществила 9 молочных кормлений общей продолжительностью 37 мин, или в среднем по 4 мин за один раз. Кормления повторялись через 40 мин. Другая 2-летняя лактирующая самка, небольшая по размерам, кормила 12 мая 1986г. своего первенца — 3-дневного детеныша — в течение полусуток 15 раз, затратив на это чуть больше 22 мин. Средняя продолжительность кормления составила 88 с. Следовательно, за полные сутки у этой самки могло быть не менее 25–30 молочных кормлений.

Для сравнения приведем данные молочных кормлений новорожденных телят по другим популяциям овцебыка. На Земле Джеймсона (Восточная Гренландия) первые молочные кормления детенышей наблюдались на 30–60-й мин их жизни. В первую неделю средняя продолжительность разового сосания достигала 88 с (Thing et al., 1987), а на о. Батерст (Канада) — 97,7 (Jingfors, 1984). Частота молочного кормления телят на острове составляла 1 раз в час, а на Земле Джеймсона у 3-суточных телят — 3,1 раза за час. Авторы указывают, что время разового кормления быстро уменьшается в первые 2 мес и составляет в августе 24–27 с. Такая же закономерность отмечена и на Таймыре.

Молозивное молоко копытных, в том числе и овцебыка, содержит много белков, жиров, минеральных веществ. Особенно богато оно альбуминами и глобулинами, а также лизоцимом (Аршавский, 1968). Молозиво является основным источником поступления витамина А. Все это обеспечивает интенсивный рост детеныша при молозивном и молочном кормлении. Биохимический состав молока овцебыка отличается большим содержанием жиров (5,4–11%) и белков (5,2–5,3%), что значительно больше в сравнении с молоком бизона (Tener, 1965). На ферме овцебыков (Аляска) молоко самок высококалорийное, содержит жира 8,9–12,4, белков — 10,0–12,9%. На Таймыре молоко, надоенное от самки 20 мая 1989 г., содержало жира 6,9, белка — 6,6, су-

хого вещества (минеральных веществ) — 20,6%. Из макроэлементов отмечено достаточное наличие кальция (0,23%), калия (0,124), натрия (0,042), фосфора (0,023%).

На ферме Аляскинского университета мы выяснили, что при хорошем кормлении самка овцебыка дает до 5 л молока в сутки, при плохом — до 3 л. Месячный теленок за 30 с сосания вымени потребляет около 500 мл. В Московском зоопарке детеныш овцебыка месячного возраста выпивал 2,5 л молочной смеси при 6-кратном кормлении в сутки (Гавердовский, 1980). В нашем опыте на Бикаде суточная норма потребления молочной смеси месячным теленком ограничивалась 2 л, разовая — 500 мл. Детеныш выпивал эту норму за 60–70 с. В стаде месячный овцебычок опустошает вымя за 15–60 с, в среднем за 20–30 с (см. табл. 64).

Во время молочного кормления новорожденного теленка самка стоит спокойно, слегка наклонив голову и расставив задние ноги. Выбирает она то место, где ей не мешают другие особи стада. Самка очень осторожна, осматривается по сторонам. При сосании детеныш становится к матери сбоку, чаще под острым углом к ее телу, и беспрерывно поддает мордой в вымя, тем самым побуждая мать полностью отдать ему молоко. Более взрослые телята для удобства сосания иногда подгибают передние ноги, стоят на коленях. Подсчитано, что телята до недельного возраста при среднеразовом кормлении в течение 221 с (173–250) делают 114 толчков в вымя (99–129) с промежутками 1,9 с. При продолжительности разового сосания 115 с 2-недельные телята делают 52 толчка (пауза 2,2 с), а месячные за 15–30 с — 13 толчков (6–17). Подросшие телята поддают вымя так сильно, что у самки колышется на бедре шерсть, на долю секунды зависает то правая, то левая нога. Судя по наблюдениям, самка при толчках в вымя испытывает болевые ощущения, оборачивается к сосущему детенышу, нередко прерывает кормление.

По мере отела самок и объединения телят для игр в стаде образуется материнская группа. Социальные отношения в ней между самками снисходительные, доверчивые, и лишь в редких случаях агрессивные. Динамика кормления телят в конкретном стаде показана в табл. 65. В начале массового отела (26–27 апреля 1985 г.) в этом стаде было 28 особей, в том числе 6 телят. Первому теленку в момент начала наблюдений было 6 дней, пятому — сутки, а

Таблица 65

Динамика молочных кормлений новорожденных телят в стаде из 28 особей 26–27 апреля 1985 г.

Показатели	Номер новорожденного теленка					
	1	2	3	4	5	6
Возраст телят, сут	6	5	5	2	1	0,5
Количество кормлений						
за 12 ч	6	7	7	9	12	11
за 1 ч	0,5	0,6	0,6	0,75	1,0	0,9
Длительность кормлений за 12 ч, с	729	1128	1031	1943	1938	2246
Длительность разового кормления, с						
в среднем	121	161	147	216	161	204
пределы	30–210	60–242	60–212	47–360	60–332	60–420

Таблица 66

Групповое молочное кормление телят в стадах

Показатель	26 апреля 1985 г.	4 мая 1984 г.	12 мая 1986 г.	24 мая 1985 г.
Продолжительность наблюдений, ч	24	12	12	12
Количество телят в стаде	6	11	10	10
Возраст телят	До недели	До 2 недель	До 3 недель	До 1 мес
Количество кормлений всех телят	44	42	36	34
Число групповых кормлений	5	6	7	2
Длительность кормления, с				
общая	7668	5660	3071	1245
одного теленка	1278	514	307	124
Продолжительность разового кормления, с				
средняя	174	195	85	37
пределы	30–409	40–370	20–238	10–90

шестому — полсуток. За 12 ч наблюдений 2 новорожденных теленка (№ 5, 6) кормились молоком 11–12 раз, а 6-дневный — наполовину меньше. Общее время кормления у 1- и 2-дневных телят было в 2,7–3 раза дольше, чем у 6-дневного. Максимальное разовое кормление составляло 5,5–7 мин. Материнские группы в стадах сохраняются примерно до месячного возраста телят, когда они становятся вполне самостоятельными и переходят на растительный корм.

В крупных стадах, где после отела насчитывается до 10 телят (табл. 66), нередко можно наблюдать групповые молочные кормления, обычно после отдыха стада. Телята после подъема разминаются, потягиваются, порой подходят к лежащим матерям, обнюхивают их, облизывают морду, ластятся. Иногда тот или иной детеныш забирается на спину матери, тем самым вынуждая ее встать. После ее подъема теленок тут же скрывается под брюхом матери. Чаще бывает так, что отдыхающая самка пугает родное дитя, но он быстро успокаивается, ложится рядом. После подъема всего стада к молочному кормлению приступают сразу несколько самок. Групповое кормление обычно наблюдается среди молодых лактирующих особей, ибо они чаще кормят телят. За 12 ч групповых кормлений может быть от 2 до 5–7 (см. табл. 66). В тех стадах, где телята старше, общее и разовое время кормления сокращается. Так, у телят недельного возраста в конце апреля 1985 г. разовое время кормления на одну особь составляло в среднем 174 с, а в конце мая при возрасте детенышей около месяца — лишь 37 с.

У лактирующей самки нет механизма зрительного и акустического запечатлевания своего детеныша. Когда наступает время кормления, она с хорканьем ходит по стаду, обнюхивает телят, ищет родного. Подрастающие телята запоминают облик, голос и окрас своих матерей. И как только мать готова к кормлению, детеныш безошибочно бежит к ней. После подлезания под брюхо самка обнюхивает его ано-генитальную область, убеждаясь, что приняла родное дитя. Летом можно наблюдать и такую картину: разбредшиеся широко по пастбищам крупные телята надолго теряют контакт с матерями, начинают призывно блеять, однако матери не обращают на них внимания, так как кормят их спорадически.

Сроки кормления рано родившихся телят продолжительнее, чем поздно родившихся, потому что в апреле — мае в тундре еще нет зелени. Ветошный

корм они начинают пробовать, подражая матерям, в недельном возрасте (Tener, 1965; Якушкин, 1982, 1983б). После месяца жизни телята полностью переходят на подножный корм, сдабривая его редкими порциями молока. По истечении 8–10 дней, иногда двух недель жизни детенышей, самки начинают прерывать акт молочного кормления, отпугивают или убегают от телят, тем самым побуждая их почаще использовать подножный корм. Для поздно родившихся телят (конец мая — первая половина июня) прерывание акта сосания отмечается обычно на 4–5-е сут их жизни, ибо в тундре появляются первые ростки зелени (Якушкин, 1983б).

Молочное кормление у большинства самок овцебыков заканчивается на 5-м мес жизни телят, в сентябре. Это характерно для многих популяций вида. Однако у части молодых и старых самок с поздним приплодом молочные кормления могут продолжаться почти всю зиму, особенно у прохолостевших. Подобное мы наблюдали у первой лактирующей самки в 1978 г. Случаи долгого кормления телят молоком (до 11 мес их жизни) отмечаются практически во всех популяциях овцебыка (Tener, 1965; Hubert, 1974; Gray, 1973, 1990; Thing et al., 1987 и др.). Отмечены даже случаи молочного кормления до следующего лета, при возрасте телят 14–15 мес (Jingfors, 1984; Thing et al., 1987). Нами на Бикаде зафиксирован акт молочного кормления годовалой особи 8 июля 1993 г. Взрослая, плохо вылинявшая самка, не имела теленка-сеголетка, была яловой. Годовалый теленок приблизился к ней с хорканьем, сосал не более 10 с на подогнутых передних ногах. Безусловно, хронологически долгое молочное кормление отдельных телят — это не норма, а отклонение от нее. Оно не может быть частым явлением, ибо отрицательно влияет на продуктивность и жизнеспособность популяций вида.

Из сказанного следует: частое и интенсивное молочное кормление новорожденных телят овцебыков на Таймыре зафиксировано в первые 2 недели их жизни и особенно в первые 3 дня; в месячном возрасте телята переходят в основном на подножный корм, и молочные кормления по продолжительности и частоте резко сокращаются; 3-месячные телята (август) кормятся молоком не более 2–3 раз в сутки, а время разового сосания не превышает 10–20 с; к 5-месячному возрасту телят большинство лактирующих самок прекращают их молочное кормление.

МАТЕРИНСКОЕ И ДЕТСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ. ИГРЫ ТЕЛЯТ

У овцебыков материнское поведение в наиболее яркой форме проявляется у лактирующей самки. Тесный контакт матери и новорожденного устанавливается довольно быстро, в первые часы их совместной жизни. Этот контакт необходим детенышу в целях выживания. Особенно трудны и опасны для него первые три дня жизни. Он может погибнуть от многих причин. Отелившиеся самки устанавливают первую связь с детенышем тактильным путем (обнюхиванием, облизыванием), а новорожденный с матерью — визуально. Семейная связь укрепляется после первых молочных кормлений, следования теленка за матерью.

Сразу после рождения функциональные действия новорожденного не вполне осознанны. Он еще не отличает свою мать от других особей в стаде или появившегося рядом человека, движется за любым крупным темным объектом. Здесь проявляется врожденный инстинкт. Чтобы обезопасить его в эти первые часы, мать всегда рядом с ним, в 2–3 м. Ее облик и запечатлевает детеныш. Если она отошла на несколько метров для пастьбы, теленок встает и следует за матерью или она вскоре возвращается к нему. Зрительная связь между ними не прерывается. В дальнейшем эта связь крепнет. У 3-дневного теленка действия уже вполне осмысленны, он различает окружающие его предметы, осознает, что человек — опасный объект. Был случай, когда 3-дневного теленка-самца пришлось вести к далеко ушедшему стаду, с которым убежала его мать. Он не раз сзади поддавал лбом по ногам человека, проявляя агрессивность. Когда теленок отставал на 10–15 м, устойчивая зрительная связь с объектом у него нарушалась, он стопорил ход, а порой шел в противоположную сторону, чаще по ветру. Приходилось возвращаться к нему и, пригибаясь, издавая звуки, похожие на материнские, вести его дальше. В спокойной же обстановке такой теленок может пройти вместе с матерью и стадом несколько километров за сутки.

В первые дни жизни функциональные действия теленка направлены на регулярное получение молочной пищи, отдых и следование за матерью. В этом случае он быстро набирает силу и к концу первых суток может проявлять уже некоторую игривость. В последующие дни можно наблюдать ласковые отношения между матерью и детенышем: после очередного молочного кормления она обнюхивает его, а он тянется к ее морде, тычется в губы, рога.

Полевые наблюдения за семейной парой показали, что детеныш в первые сутки жизни отдыхал значительно больше матери — около 20 раз с общим временем 17,5 ч — на 7 ч больше, чем мать. На молочное кормление (14 раз в сутки) было затрачено 42 мин 15 с, остальное время ушло на хождение за матерью, стояние и передвижение по участку пастьбы (рис. 57). Теленок в возрасте 2 дня на отдых затрачивал чуть больше 17 ч в сутки — на 25% больше, чем мать. Этот теленок кормился 18 раз с общим временем 49 мин, в среднем по 163,3 с за 1 раз (табл. 67).

Таблица 67

Поведение самки и ее 2-дневного теленка в течение суток 25–26 мая 1980 г.

Характер деятельности	Самка		Теленок	
	длительность, ч-мин	число случаев	длительность, ч-мин	число случаев
Пастьба	6–38	15	3–35*	20
Отдых	13–45	18	17–07	38
Передвижение	1–34	6	1–34	6
Стояние	1–14	15	0–52	17
Молочное кормление	0–49	18	0–49	18

* Хождение теленка за матерью.

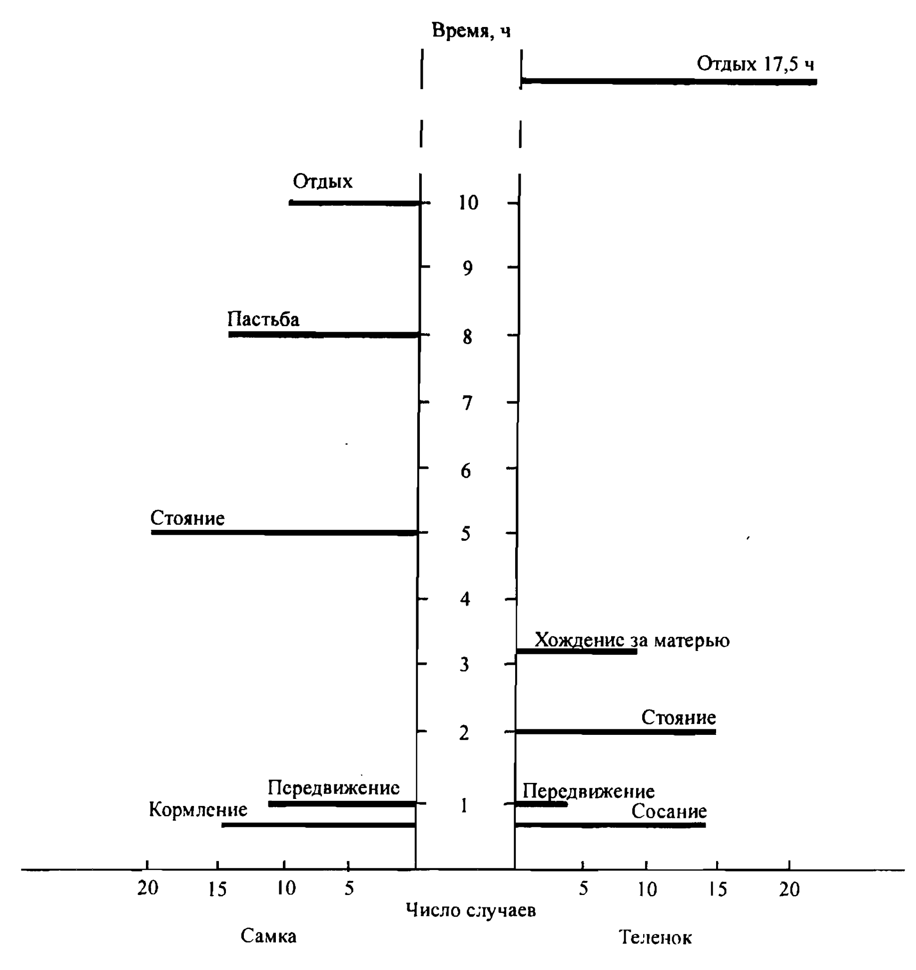


Рис. 57. Активность лактирующей самки и новорожденного теленка овцебыка в первые сутки их совместной жизни 17–18 мая 1979 г.

Первые контакты среди новорожденных телят в стаде наблюдаются на 2–3-е сутки, а иногда и в конце первых суток. Телята объединяются для совместных игр, группового перемещения, отдыха. Это приводит к объединению их матерей и созданию семейной группы (рис. 58). Присоединение очередной отелившейся самки к этой группе отмечается также на 2–3-и сутки, когда ее теленок достаточно окрепнет. Одна молодая 2-летняя самка не пускала своего малыша к сородичам 4 дня, все время держась в стороне от стада. опасаясь за него. Очевидно, и отел у нее прошел вне стада. Как только детеныш пытался убежать к сверстникам, самка опережала его, останавливала, коротко (до 30 с) кормила и уводила от стада. Она мало отдыхала, постоянно была настороже. Ее теленок влился в стадо на 5-е сутки своей жизни.



Рис. 58. Материнская группа в разгар отела овцебыков

Материнская группа возникает не только в связи с проявлением у телят стимулов к контактам и играм. Она способствует максимальному выживанию молодняка под опекой матерей, быстрому накоплению группового опыта путем опосредованного обучения. Идет непрерывный поток информации от стада и внешней среды.

Не у всех стельных самок хорошо проявляется материнский инстинкт защиты детенышей от опасности во время передвижений стада. Более сильная высокоранговая самка может отогнать молодую и пугливую мать от дитя, поддать его мордой или рогом. Иногда подброшенный в воздух теленок делает пируэт, при падении на твердый снег ушибается, жалобно блеет. Если мать не подоспела на помощь, он затихает, затаивается. С подходом матери детеныш встает, она недолго кормит его и ведет к стаду. Не раз наблюдали и такую ситуацию, когда испуганное стадо уходит галопом по заснеженной тундре, а с ним убегают и те самки, у которых телята еще слабые (до недельного возраста) и не поспевают за взрослыми (рис. 59). Они быстро отстают, призывно блеют, с трудом передвигаются по взрыхленной снежной тропе. При остановке стада отставшие телята или сами присоединяются к нему, или им помогают вернувшиеся на их зов матери. Подросшие 2-недельные телята не отстают от матерей, порой они бегут впереди их. Судя по наблюдениям, к этому возрасту у телят хорошо запечатлен облик и голос своих матерей, поэтому при опасности они всегда рядом с ними, сбоку.

Игровое поведение подросших и окрепших телят отмечается на 3-й день их появления на свет и продолжается до 2–2,5 мес. Ярко выраженные игры наблюдаются в первые 4 недели их жизни. С начала июля, при переходе телят на подножный зеленый корм, интенсивность игр резко снижается.

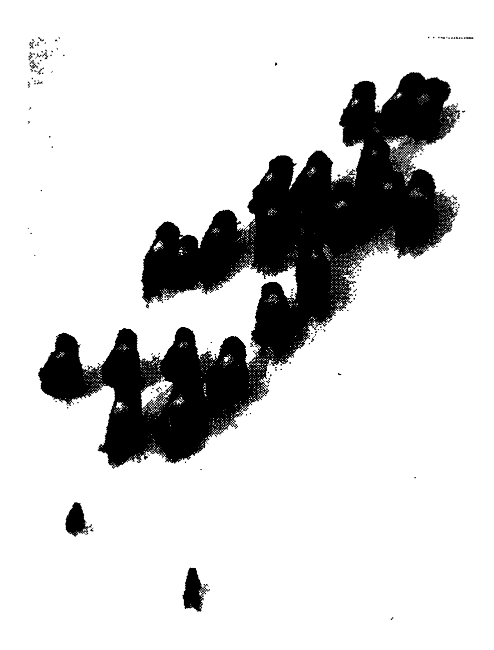


Рис. 59. При беге стада галопом неокрепшие телята овцебыков (до недельного возраста) быстро отстают от взрослых и могут стать легкой добычей волков

Зарубежные исследователи (Reinhardt, *1984*; Gray, *1987*, *1990* и др.) отмечают довольно большой набор элементов игрового поведения телят (до 10–13). Нами также зарегистрировано значительное видовое разнообразие игр. Главные из них: приглашение к игре (подходы друг к другу с игровым настроением), беготня гурьбой в стаде кругами, сшибание попарно лбами, заскоки друг на друга, преследование, кружение на месте, подпрыгивание козликом и др. В отдельные моменты игра телят такая активная, что на нее обращают внимание пасущиеся матери. Когда телята сшибаются лбами, они порой вмешиваются в такую игру, разгоняют их. В большинстве случаев игра начинается после подъема стада и группового молочного кормления телят. В крупном стаде при большом количестве телят (до 10–15) игры происходят иногда по возрастным группам: особи рано родившиеся и хорошо подросшие — в одной группе, поздно родившиеся и еще слабые — в другой. Если образуется одна игровая группа, то в ней верховодят более взрослые телята (Якушкин, 1982, 1987). Безусловно, молодые особи принимают участие не в каждой игре. Регулярные игры сеголеток — хороший моцион, необходимый для их физического развития.

Игровое поведение в стаде отмечается и в тех случаях, когда в нем лишь один теленок. Подобное наблюдалось с Пятницей — первенцем 1978 г. В момент игровой активности она носилась кругами по стаду среди взрослых особей, а они наблюдали за ней. После неоднократных пробежек, кружений, подпрыгиваний Пятница останавливалась на отдых около матери. Воспитанная на Бикаде самка Нэтти, когда хорошо окрепла на зеленом корме, также играла в одиночку во время прогулки с ней. Она крутилась волчком, припадала на передние ноги, прыгала козликом, издавала звуки вроде "мя-а-а", бросалась с разгону на заметные объекты — кочку или густой ивовый куст, поддавала их лбом. Если сопровождавший сидя подставлял ей ногу, она с разбега довольно больно била по ней лбом.

Продолжительность игрового поведения телят в суточном бюджете времени занимает небольшую долю. Так, в период отела 3–4 мая 1979 г. два теленка в возрасте 4 и 18 дней в течение 32 ч играли 3 раза и затратили на это

Таблица 68

Продолжительность игры и отдыха телят за 12 ч наблюдений

Время наблюдений	Количество телят в стаде	Игра		Отдых	
		мин	число особей, %	ч–мин	число особей, %
27 апреля 1985 г.	5	12	45,4	11–10	63,1
4 мая 1984 г.	11	15	45,4	10–57	78,4
24 мая 1985 г.	10	8	30,0	8–51	58,6

15 мин. В конце апреля 1985 г. (разгар отела) 5 телят в одном стаде за 12 ч наблюдений играли 12 мин, а в начале мая 11 телят — 15 мин. При этом в играх участвовали лишь 45% телят. Через месяц, в конце мая 1985 г. (после отела) 10 телят другого стада за 12 ч затратили на игру лишь 8 мин. В играх принимало участие 30,0% особей (табл. 68). Естественно, при пересчете на сутки период игрового поведения телят мог удвоиться и составить соответственно 24 и 16 мин, или 1,7 и 1,1%. Много времени у телят уходит на отдых. В течение полусуток 27 апреля телята в стаде затратили на лежку более 11 ч, а 24 мая — около 9 ч. Примерно в месячном возрасте суточный ритм активности телят приближается к таковому взрослых, и лишь на отдых они затрачивали на 1 ч больше, чем самки.

По мере взросления телят контакт между ними и матерями заметно слабеет. Летом сеголетки чаще пасутся отдельно от взрослых, иногда самостоятельными группами. Они все реже и реже получают молочную пищу. Однако опека телят со стороны матерей продолжается долго, иногда до следующего отела.

Глава VII

СТАНОВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ

ТЕОРИЯ И ПРАКТИКА АККЛИМАТИЗАЦИИ

Теория акклиматизации диких животных в пределах бывшего СССР основательно разрабатывалась с 20–30-х годов XX в., когда успешно и широко прошло расселение первого иноземного вида — ондатры, а в последующие десятилетия — еще нескольких зарубежных и отечественных видов (Кашкаров, 1944; Шапошников, 1960; Шварц, 1959; Насимович, 1961; Колосов, 1976, 1989; Чесноков, 1989 и др.). В значительно меньшей степени ее разработкой занимались за рубежом (Раушенбах, 1985).

Осуществление акклиматизации любого вида животных требует определенного, порой длительного периода времени. Сам процесс акклиматизации нового вида в новых условиях среды трактуется разными авторами без больших различий в подходе. Однако есть более правильное, точное, классическое определение процесса акклиматизации, так называемый “критерий Шварца”: “Акклиматизация есть процесс утверждения вида в новой среде обитания, процесс формирования новой популяции данного вида” (Шварц, 1959). По утверждению этого же автора (Шварц, 1970), “акклиматизацию можно считать завершенной, когда вид приобретает способность поддерживать свою численность в новых условиях среды и восстанавливать ее после периодов депрессий".

Согласно теории, весь процесс акклиматизации подразделяется на ряд фаз или этапов. В СССР одним из первых авторов, который высказал гипотезу о фазовом характере акклиматизации, был Л.В. Шапошников (1958, 1960). Он подразделил данный процесс сначала на 3, потом на 5 фаз постепенного становления популяции интродуцированного вида. Причем первую фазу он назвал “интродукция”, последнюю — “натурализация”. Н.И. Чесноков (1989) выделяет в данном процессе 3 фазы, но с иным толкованием и названием: натурализация, экологический взрыв, популяционная фаза. Эти фазы, в свою очередь, имеют три биологических уровня: онтогенетический, популяционный и биоценотический. Оба автора в понимании фазовости акклиматизационного процесса использовали и брали за основу, судя по всему, результаты успешного расселения ондатры — грызуна с высоким темпом размножения, высокой смертностью и относительно быстрой стабилизацией численности.

А.М. Колосов (1989) акклиматизационный процесс подразделил на 4 этапа: интродукция, аккомодация, собственно акклиматизация, натурализация. Автор признавал данную схему в известной степени условной. Она ближе подходит

к объяснению процесса акклиматизации копытных, в том числе овцебыка. Нами же эта схема все-таки не принята лишь по той причине, что третий этап характерен для всего процесса акклиматизации. Да и интродукцию (кратковременный акт выпуска) вряд ли можно считать этапом. Короткие и не совсем точно выраженные названия фаз (этапов), если не дать им дополнительного толкования, не раскрывают суть акклиматизационного процесса. К тому же вряд ли можно создать единую фазовую теорию акклиматизации, которая была бы приемлема для разных расселяемых видов, принадлежащих к разным отрядам. Для копытных видов фазовая схема не разработана ни в нашей стране, ни за рубежом, где, кстати, слово "акклиматизация" употребляется редко, чаще — "расселение". Мы считаем, что для овцебыка, крупного копытного животного, обладающего высокими адаптивными способностями, широко расселенного в ряде северных стран, обитающего на открытых тундровых пространствах, ведущего в основном оседлый и стадный образ жизни, имеющего относительно низкий темп размножения и низкую смертность, не достигающего, как правило, высокой плотности, должна быть предложена отдельная, видовая схема фазовости акклиматизационного процесса. Без нее трудно проследить и оценить в хронологии рассматриваемый процесс.

ФАЗЫ И УРОВНИ АККЛИМАТИЗАЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Схема фазового процесса акклиматизации овцебыка разработана нами на основе многолетних обширных исследований и наблюдений за ходом формирования и становления интродуцированной популяции овцебыка на Таймыре, а также использования результатов расселения и создания подобных популяций вида в других северных регионах. Естественно, предложенная нами схема, состоящая из 8 фаз (рис. 60), не может претендовать на точность, полноту и законченность, ибо процесс становления популяции арктического копытного вида многообразен и еще не завершен. Он должен быть закончен в тот период, когда возникнет таймырская форма овцебыка. Мы не считаем, как и другие авторы, акт интродукции фазой или этапом акклиматизационного процесса. Он едино- и кратковременен. Тем не менее, без него акклиматизации как процесса нет, как нет ни начальной, ни конечной его фазы, т. е. образования природной популяции. Следовательно, акт интродукции — это ввод в начало процесса, он должен стоять особняком от фаз акклиматизации.

О каждой из 8 фаз и 3 уровнях акклиматизационного процесса можно сказать следующее. Начальный уровень процесса охватывает первые три фазы. Первая фаза — самая существенная и ответственная. При успешном ее завершении идет дальнейший процесс акклиматизации, а при провале ход акклиматизации прекращается. Первоначальная адаптация овцебыков (первая фаза) закончилась в основном по истечении трех лет, звери достигли половой зрелости и приступили к размножению (начало второй фазы). Генофонд вселенцев стал более лабильным. С каждой новой генерацией накапливалась генетическая устойчивость, доходя до уровня, свойственного арктическому копытному виду.

В условиях Таймыра первые две фазы акклиматизации протекали в специфических условиях — на огороженных пастбищах, с подкормкой животных зимой, т.е. под покровительством человека. Период загонного обитания, по определению С.С. Шварца (1970), можно считать временным содержанием животных. Однако в нашем случае обширность территории изгородей значительно приближала содержание зверей к условиям их обитания в свободной естественной среде. Процесс индивидуальной адаптации и жесткого естественного отбора особей проходил по тем же законам, как и среди других интродуцированных партий овцебыков, например на о. Врангеля. Изгородное содержание позволило лишь уменьшить величину отхода, сохранить сформированное жизнеспособное стабильное стадо. В тех случаях, когда овцебыков выпускали сразу на волю (о. Врангеля, материковая часть Аляски), отмечались далекие уходы зверей от мест интродукции, разбивка их на группы и повышенная гибель от разных причин.

Третья фаза акклиматизации овцебыков на Таймыре началась при выпуске их в свободную, естественную обстановку, когда на них стал воздействовать весь комплекс внешних факторов. Адаптация зверей продолжалась, естественный отбор среди молодых особей был минимальным, а среди взрослых он вообще не отмечался. Шло успешное размножение и быстрое нарастание численности. Приплод давали ежегодно почти все половозрелые самки (Якушкин, 1987). Особи исходного поголовья довольно полно использовали свои потенциальные возможности, размножались интенсивно. Это сказалось на длительности репродуктивного цикла, который закончился у них к 11–13 годам.

К популяционному уровню процесса акклиматизации относятся четвертая и пятая фазы, когда началось расселение животных и освоение ими местообитаний в долине р. Бикады. Больших перемещений стада не совершали, проявлялась явная боязнь выхода за пределы хорошо освоенных угодий. Стада оставались сплоченными, крупными, в них находились практически все особи, за исключением нескольких взрослых самцов. Формирование популяции (пятая фаза) началось в 1982 г. после трех лет пребывания животных на воле: образование нескольких стад с довольно обширным летним и зимним ареалом.

В последующие годы стада после отела и спада весеннего половодья объединялись во временное единое скопление, которое потом дробилось на самостоятельные стада с иной половозрастной и социальной структурой. Такое явление зарегистрировано нами только в начальный период формирования популяции.

Установление биоценотических связей и равновесия со средой (шестая фаза) шло вслед за формированием популяции. Она благополучно вписалась в местные биоценозы, каких-либо отклонений или нарушений в их функционировании не отмечено. Воздействие хищничества со стороны волков возросло, конкурентные пищевые отношения с диким северным оленем остались слабыми и незначительными. Экологическая устойчивость популяции привела к равновесному состоянию ее со средой. Динамическое развитие популяции определялось в основном климатическими и пищевыми факторами. Она приспособилась быстро выходить из депрессий при аномальных условиях среды. Сформировалась генетически лабильная популяция.



Рис. 60. Фазы и уровни процесса акклиматизации овцебыка на Таймыре за 20-летний период

Адаптивные преобразования популяции под воздействием среды (седьмая фаза) происходили в отношении пространственной и социально- демографической структур, в социальном поведении, размерах и массе животных, репродуктивном цикле, пищедобывательной деятельности и в других аспектах жизнедеятельности зверей. При увеличении поголовья половозрелых самцов смена самцов-производителей стала закономерной. Усилился естественный отбор. Случаи инбридинга не отмечены. Специфика процесса размножения, различный образ жизни, генетическое разнообразие самцов и самок способствовали увеличению генетической разнородности популяции. К середине 90-х годов после 20 лет акклиматизации и 17 лет размножения животных не только возросла численность и расширился район обитания, но и повысилась эколого-генетическая устойчивость популяции. Наступил период, когда воздействие глобальных природных катаклизмов в зоне Арктики вряд ли может привести к исчезновению популяции, ибо она находится в разных природно-климатических условиях , освоила все три подзоны тундр. В этом главный положительный итог процесса акклиматизации овцебыка на Таймыре.

Восьмая фаза характеризуется началом становления жизнеспособной динамичной популяции. Она устойчива к среде, не подвержена эпизоотическим заболеваниям, не ограничена территориально в своем развитии. Ей присуща своя социально-демографическая структура, свой тип динамики

численности. Становление популяции продлится, вероятно, до тех пор, пока не возникнет отличительная, таймырская форма овцебыка, когда популяция широко освоит тундровую зону Таймыра и наступит ее стабилизация. Она должна отличаться богатым и лабильным генофондом.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СТРУКТУРА

Для таймырской популяции овцебыка характерна неравномерность размещения стад, групп и одиночных особей по территории. Наблюдаются районы с относительно высокой концентрацией животных, где пастбища наиболее продуктивны, и районы не освоенные, мало пригодные для обитания. Пространственное размещение по территории является важнейшим приспособлением животных к условиям среды (Баскин, 1976). Тип пространственной структуры определяется особенностями биологии данного вида и характером использования ресурсов среды (Шилов, 1985). Овцебыки не проявляют консерватизма в территориальном отношении, у них слабо выражена территориальность (Gray, 1990), зато весьма мобильны территориальные связи, что приводит к внутрипопуляционым контактам и поддержанию динамичной пространственной структуры. Компонентом пространственно-временной структуры являются зимние и летние ареалы популяции. Они постоянно меняются (Шилов, 1985).

Для динамичной популяции овцебыка на Таймыре характерно неуклонное расширение районов обитания. С начала формирования до становления популяции (1982–1992 гг.) ее ареал увеличился с 60 тыс. до 7 млн га (рис. 61). Резкое расширение районов обитания началось с 1985 г., после 5–6 лет пребывания стад на воле. Животные стремятся занять как можно большую, свободную для них экологическую нишу. Центром ареала служит бассейн и долина р. Бикада (74–75° с.ш.) — район интродукции и первоначального обитания стад площадью около 1 млн га. Здесь на конец 1995 г. обитало 45–55% численности популяции. Особенно заметным стал наплыв стад в долину Бикады в последние 3 года, что привело к увеличению плотности населения. В летний период она составила : в 1993 г. — 1,79 особи, 1994 г. — 2,72, 1995 г. — 2,39 особи на 1000 га. Однако она еще не достигла оптимальной величины, характерной для ряда других популяций вида. Это связано с тем, что постоянно происходит нивелирование ее за счет откочевки животных в близлежащие тундры (Якушкин, 1992). Подобное отмечается и среди материковых популяций овцебыка на Аляске (Klein, 1988). Из всех интродуцированных популяций вида за рубежом самая высокая плотность отмечена в популяции Западной Гренландии, где в местах основных обитаний животных приходилось в 1990 г. на 1 км^2 1,8–2,0 особи (Olesen, 1993). Расширение ареала таймырской популяции в районе идет как в южном, так и в северном направлениях в пределах Восточного Таймыра. К югу, в подзону субарктических тундр, в долины крупных рек Большая Балахня и Гусиха (73°30' с.ш.), стада начали откочевывать с 1990 г. Стада зимуют в долинах этих же рек, летом широко кочуют. В 1993 г. в данном районе обитало ориентировочно 6–7 стад (13–15% всей популяции). К северу, за горы

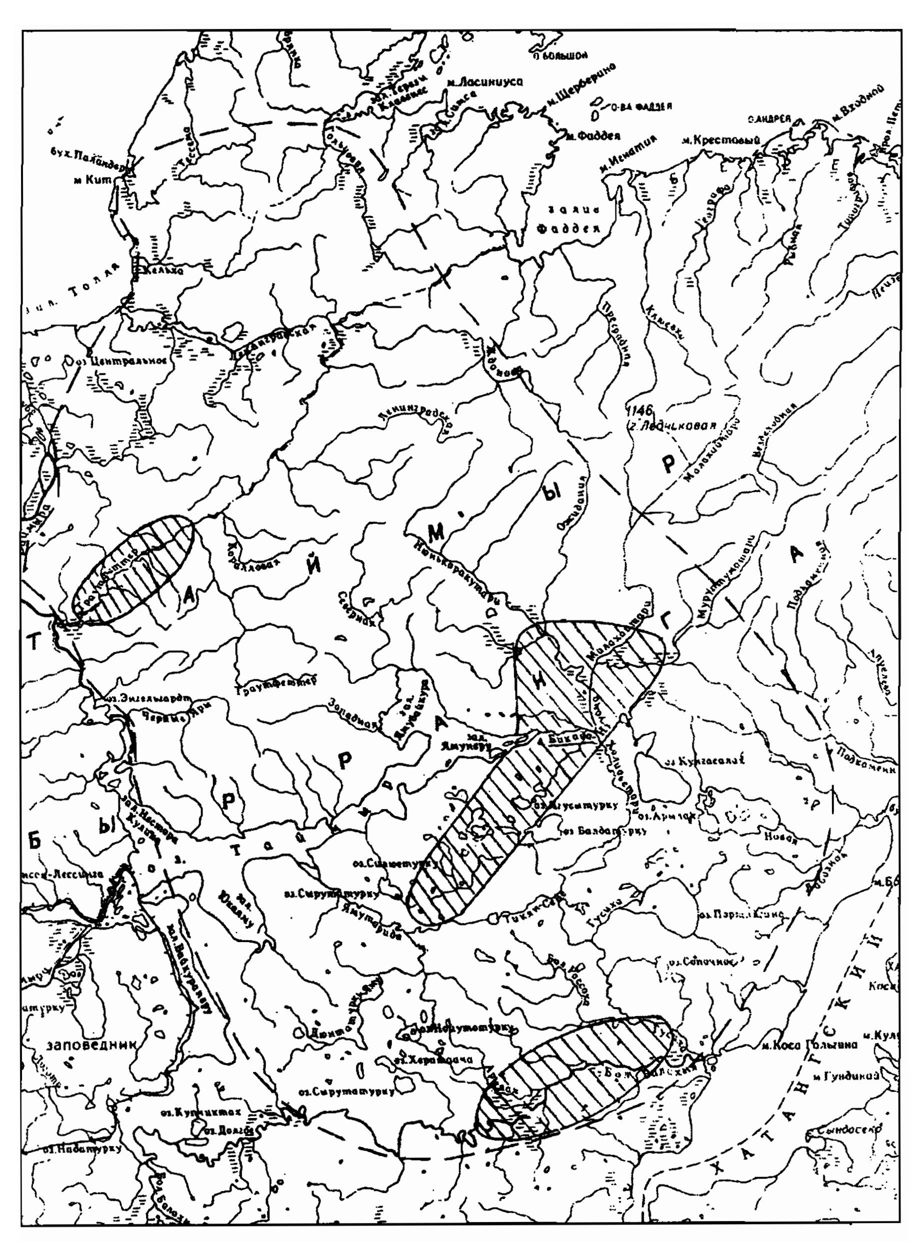


Рис. 61. Три субпопуляции овцебыка в границах ареала стад. Северо-восточная часть полуострова Таймыр

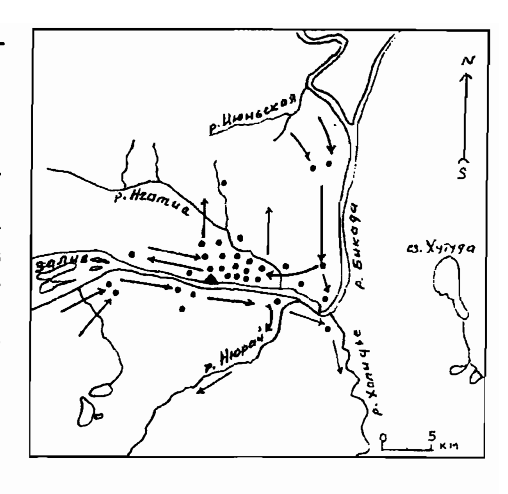
Бырранга, в подзону арктических тундр, стада начали эмигрировать, как уже говорилось, намного раньше — с 1985 г. Они достигли побережья Карского моря в районе устьев рек Ленинградская и Нижняя Таймыра. Основным местом сосредоточения стад в этой подзоне служат долины рек Траутфеттер и Нижняя Таймыра (76° с.ш.). В 1993 г. при неполном авиаучете здесь зарегистрированы 4 стада численностью 87 особей (10,6 % поголовья популяции). По оценке на 1994 г., вся популяция насчитывала не менее 50 стад — в 2,5 раза больше, чем в 1990 г. При выходе к северу и югу, в другие подзоны тундр, близко расположенные друг к другу небольшие стада объединяются в одно скопление, насчитывающее 40–60 особей. В таком составе они проводят первую-вторую зимовку, осваивают новые места обитания, потом от этого скопления отпочковываются самостоятельные стада и уходят на соседние участки тундр. Сюда же регулярно подходят широко кочующие холостые самцы (Якушкин, 1996).

К концу 1992 г. в ареале стад овцебыков возникли три субпопуляции — центральная, северная и южная (см. рис. 61). Такую ситуацию можно считать временной, объясняется она невысокой концентрацией стад по всему ареалу. Горная система Бырранга, по всей вероятности, все же разделит популяцию на две крупные части. Центральная и южная субпопуляции в перспективе сольются, ибо между ними нет труднопреодолимых географических преград. Нарастание численности идет во всех очагах обитания овцебыков, однако северная субпопуляция менее производительна, что связано с малопродуктивными пастбищами в подзоне арктических тундр. Отметим, что северные стада удалены от южных на 340–360 км (Якушкин, 1992).

В бассейне р. Бикада, где сосредоточена основная часть популяции, продуктивность пастбищ подзоны типичных (субарктических) тундр относительно высокая. Летом стада используют большую часть территории, заходят по долинам рек и ручьев в горные районы. Нагул идет на продуктивных пастбищах. В долине Бикады, в ее правобережной части, кочевки стад с начала лета до осени часто идут по ходу часовой стрелки. Из предгорьев Бырранга они кочуют на юг вдоль р. Бикада до ее поворота, потом на запад до низовьев реки, разворачиваются, пасутся несколько дней на продуктивных пастбищах, а затем вновь уходят на север в долину р. Июньская (рис. 62). Так повторяется несколько раз за сезон. Эти длительные кочевки — своеобразные моционы для животных, а для молодых особей еще и знакомство со средой обитания. В низовьях Бикады стада посещают солонцы, регулярно проходят у базы стационара и по территории бывших изгородей. Летом, кроме периода гона, многие стада продолжают контактировать между собой, они объединяются и дробятся, а осенью на нагульных пастбищах образуют временные скопления. Поэтому регулярно происходит обмен особями, что повышает генетическую устойчивость популяции (Якушкин, 1996).

Ареал стад со всех сторон как бы оконтурен флуктуирующим, бесформенным ареалом холостых самцов, которых ближе к ареалу стад и в самом ареале встречается летом довольно много, до 7–8 % от всей популяции. Отдельные же особи за последнее десятилетие (1985–1995 гг.) эмигрировали так далеко, что навсегда потеряли связь со стадами — репродуктивной частью популяции. Они встречаются по всему Восточному и Центральному

Рис. 62. Обитание стад овцебыков в долине р. Бикада в августе — сентябре 1994 г.:
→ направления перемещений стад;
• • • места нахождения стад;
▲ база стационара “Бикада”



Таймыру, появились даже на Западном Таймыре, преодолев крупную р. Пясина в снежный период. К 1992 г. на площади 32–35 млн га зарегистрировано 21 место нахождения самцов общей численностью до 35 особей. Это не все учтенные звери, их должно быть примерно в 2 раза больше. Расстояния между крайними точками нахождения мигрирующих самцов составляют: с востока на запад — до 800, с севера на юг — до 620 км. На севере они вышли к побережью морей — Карского и Лаптевых, на юг дошли до полосы редколесий. От низовьев Бикады отдельные быки откочевали на 600–800 км (рис. 63). Д. Грей

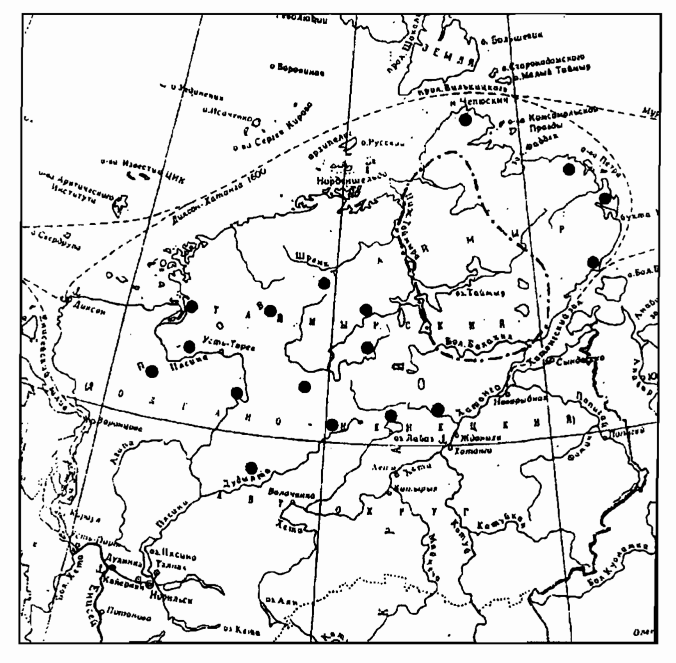


Рис. 63. Дальние кочевки холостых самцов овцебыков (●) на Таймыре

(1990) указывает, что овцебыки могут покрыть в год расстояние более 800 км. Самые дальние точки обнаружения двух одиночных самцов на Таймыре — это мыс Слудский в дельте Пясины и низовье р. Пура на Западном Таймыре (Якушкин, 1996).

Взрослые самцы кочуют поодиночке, парами, реже тройками и группами до 7 особей. Среди них нет ни одной самки, как нет и самостоятельно кочующих одиночных самок или групп вне ареала стад. Такое устойчивое половое разграничение особей в пространстве характерно для таймырской популяции овцебыка. Мигрирующие самцы — подвижная, но неотъемлемая часть популяции, ближайшие из них участвуют в ее репродукции. Далеко ушедшие быки закрепились на излюбленных кормовых участках, годами обитают там, между собой не контактируют, гибнут от старости, волков, браконьеров (Якушкин, 1996).

Сформированная таймырская популяция овцебыка располагает большими возможностями для дальнейшего роста и расширения районов обитания. В этом ее преимущество перед другими материковыми популяциями данного вида.

СОЦИАЛЬНО-ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА

Присущая овцебыкам стадная организация определяет многие внешние элементы структуры популяции. Для стад характерна определенная социальная структура, которая претерпевает постоянные изменения (Tener, 1965). Для копытных социальная структура выражается в половом и возрастном составе стад разной величины. Половой состав относительно устойчив, возрастной — относительно лабилен (Линг, 1975).

Для популяций овцебыка социальная структура взаимосвязана с демографической, они обусловливают друг друга, и поэтому их удобно рассматривать как единую структуру (Ковалев, 1990а). В целом социально-демографическая структура популяции включает многие внешние элементы ее экологической структуры: половозрастной состав, сочетание животных разных генераций, характер внутри- и межпопуляционных контактов, стадную организацию, систему господства — подчинения и др. (Шварц, 1980).

Для создаваемой из небольшого количества интродуцированных особей популяции овцебыка становление ее оптимальной структуры — процесс долгий, как и весь процесс формирования популяции. Дело в том, что интродуцированные группы зверей, как правило, состоят из одного возрастного класса — годовиков, нередко с нарушенным соотношением полов. Это связано с возможностями отлова. Изменение социальной структуры формируемой на Таймыре популяции началось после получения ряда крупных приплодов. К концу первого этапа формирования (1982–1985 гг.) произошла оптимизация половозрастной структуры популяции. Социальная структура стала достаточно динамичной, была представлена почти всеми возрастными классами — от телят-сеголеток до старых особей (табл. 69). На июль 1985 г. структура популяции была такова: 74 самки и 61 самец, из них половозрелых соответственно 45 и 22, или 33,4 и 16,2 %. Соотношение полов во взрослой части популяции составило 205:100 в пользу самок. Это был хороший показатель, свидетельствующий о потенциальных репродуктивных возможностях формируемой популяции.

Таблица 69

Половая структура популяции овцебыка на Таймыре в начальный период ее формирования, июль 1985 г.

Возраст животных	Всего особей		Самки, %		Самцы, %	
	гол.	%	всего	половозрелые	всего	половозрелые
Телята	32	23,7	13,3	—	10,4	—
Годовики	21	15,5	8,1	—	7,4	—
2 года	17	12,6	6,7	6,7	5,9	—
3 года	15	11,1	5,9	5,9	5,2	—
4 года	11	8,2	4,5	4,5	3,7	3,7
5 лет	10	7,4	3,7	3,7	3,7	3,7
6 лет	9	6,7	2,2	2,2	4,4	4,4
7 лет	1	0,7	0,7	0,7	—	—
11 лет*	7	5,2	3,0	3,0	2,2	2,2
12 лет*	12	8,9	6,7	6,7	2,2	2,2
Всего	135	100,0	54,9	33,4	45,1	16,2

* Особи исходного поголовья.

В последующий период, начиная с 1986 г., при динамичном росте численности, образовании десятков стад и одиночных особей, расширении ареала структура популяции усложнилась, и следить за ее изменениями стало намного трудней. Тем не менее, анализ и примерный расчет динамики возрастной и половой структуры, продуктивности популяции нами проводились ежегодно, что позволило иметь с небольшими допущениями вполне достоверные демографические показатели (рис. 64). Эти данные послужили основой для построения модели динамики популяции на ближайшее десятилетие.

Величина стад и самцовых групп. Подробно о размере стад в разные сезоны года сказано выше, здесь приводятся лишь итоговые данные, позволяющие полнее раскрыть структуру стад. Подавляющее большинство овцебыков сосредоточено в смешанных по полу и возрасту стадах. Их состав и распределение в пространстве довольно полно отражают социально-демографическую структуру популяции, за исключением классов взрослых и

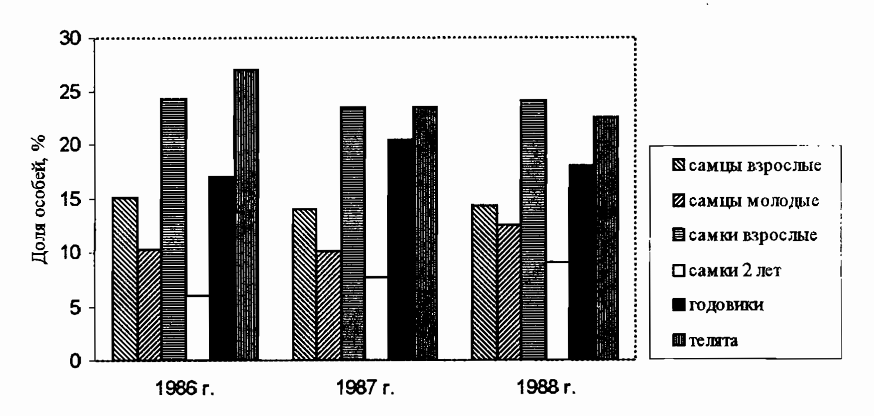


Рис. 64. Половозрастная структура таймырской популяции овцебыка в период ее формирования

молодых самцов, часть которых обитает вне стад. Величина и структура стад зависят от протекания годового цикла жизни зверей. Их средний размер таков: зимой (март) — 21,7 особи, в период отела (апрель — май) — 25,2, после отела (июнь) — 22,7, во время нагула (июль) — 18,0, в период разгара гона (август) — 19,8, в сентябре — 17–18 особей. По сравнению с зарубежными стадами данного вида таймырские довольно крупные. Это косвенно подтверждает то, что в местах их основных районов обитания — в типичных (субарктических) тундрах пастбища весьма продуктивны. Даже в арктических тундрах, в частности, в обширной долине р. Траутфеттер с достаточно кормными угодьями, стада довольно крупные: летом 1993 г. в среднем они насчитывали 21 особь (n=4). Зимой структура стад стабильна , животные малоподвижны и не контактируют. Летом структура меняется, так как стада объединяются и дробятся, они мобильны в поисках нагульных пастбищ.

Смешанные стада овцебыков мы условно подразделяем по их величине на группы — от 3 до 5 особей, мелкие стада — от 6 до 10–15, средние — от 16 до 25 и крупные — более 25 особей. Большинство стад в тундре во все сезоны года — средние и мелкие. Наиболее крупные стада достигают 65–80 особей, а временные осенние скопления на нагульных пастбищах — до 90–100 животных. Группы самцов, обитающие вне стад, кроме одиночек, состоят из 2–7 особей. Самое крупное самцовое стадо, в котором было 13 зверей, встречено нами в августе 1994 г. Самцовые группы и стада состоят из старых, взрослых и молодых особей 2–3 лет. Летом 1993 г. на горных участках плато Бырранга были встречены при авиаучете две группы самцов, состоявшие из 2 взрослых и 2 годовалых быков. Они находились в пределах обитания ближайших стад и их откол был, видимо, временным.

Половая и возрастная структура стад. Она изменяется в течение года, что связано со многими жизненными процессами популяции. В разгар отела состав стад следующий: взрослые самки 3 лет и старше, взрослые самцы 4 лет и старше, молодые самцы 2–3 лет и самки 2 лет, годовалые особи, телята (табл. 70). По количеству в стадах преобладают взрослые самки. Доля их заметно растет, что повышает воспроизводственные возможности популяции. Другую важную и взаимосвязанную со взрослыми самками группу составляют телята-сеголетки. В удовлетворительные и благоприятные по размножению годы их удельный вес в стадах довольно высок и относительно ровен, не ниже, чем в зарубежных популяциях. Наименьшую часть в стадах во

Таблица 70

Структура стад овцебыков в послеотельный период (июнь), %

Половозрастной состав	1988 г.	1989 г.	1990 г.	1993 г.
Самцы				
взрослые	6,2	1,1	3,6	1,8
молодые	8,8	11,6	10,8	6,2
Самки				
взрослые	34,2	37,0	41,5	38,1
молодые	8,3	2,6	6,2	6,2
Годовики	18,7	24,9	21,0	20,3
Телята	23,8	22,8	16,9	27,4

все сезоны года составляют взрослые самцы. Их больше в период гона и зимой. Во время отела некоторые из них еще присутствуют в стадах, с окончанием его количество их сокращается до минимума или нуля (Якушкин, 1992). Снижается также доля молодых самцов. Во второй половине июля часть взрослых и молодых самцов вновь вливается в стада для участия в гоне, причем в отдельные сезоны соотношение взрослых быков в стадах увеличивается в несколько раз.

Подчеркнем, что соотношение половых и возрастных групп во всей популяции, с учетом холостых самцов, несколько иное, чем в стадах. В ней повышается удельный вес взрослых и молодых самцов, но снижается доля взрослых и молодых самок, годовиков и телят (см. рис. 64).

СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Иерархия, доминирование. Для особей в стаде характерны отношения типа доминирования — подчинения. Иерархическая упорядоченность определяет поведенческие реакции разных особей. Зарубежные исследователи (Smith, 1976, 1989a; Gray, 1987, 1990) считают, что самая доминирующая особь в стаде — гаремный самец. Это подтверждено и нашими наблюдениями. Если после гона взрослый самец не покидает стадо и уходит с ним на зимовку, то продолжает быть доминирующей особью в течение зимы и весны, до момента ухода его на летний нагул. Доминирующий самец главенствует в стаде, ему подчиняются все остальные особи. Господство доминанта проявляется в его размерах, возрасте, силе, мощи рогов и гривы. В стадах овцебыков, как и у других видов копытных (Баскин, 1976; Шилов, 1985), характерен линейный тип доминирования: самец-доминант господствует над всеми другими особями — самцами и самками, от взрослых до годовиков, занимающих более низкие ранги (рис. 65). Самец-субдоминант также господствует над особями ниже себя по рангу и т.д. Признаки доминирования у самок те же, что и у самцов: высокоранговые старые и взрослые особи господствуют над самками младших возрастных классов. В период ложного и настоящего гона самки всех возрастных классов находятся в подчинении не только взрослых, но и молодых самцов 3–4 лет. В период отела старые и взрослые самки стоят рангом выше молодых самцов, а молодые стельные самки, наоборот, рангом ниже.

В разные сезоны иерархическая соподчиненность у самцов и самок проявляется по-разному. В зимний период у животных несколько ослаблено проявление доминирования — подчинения. Они меньше проявляют агрессивность, почти не устраивают стычек. В крупном стаде довольно мирно уживаются несколько взрослых самцов, стоящих на разном уровне иерархической лестницы. В поведении самцов — доминанта и субдоминанта — характерна свобода действий: при пастьбе, передвижениях, подходе к корму они могут отогнать от кормовой лунки любую особь. Однако чаще их можно наблюдать на краю стада или около него, тем самым они дают возможность спокойно выпасаться другим животным. Летом, до образования гаремных

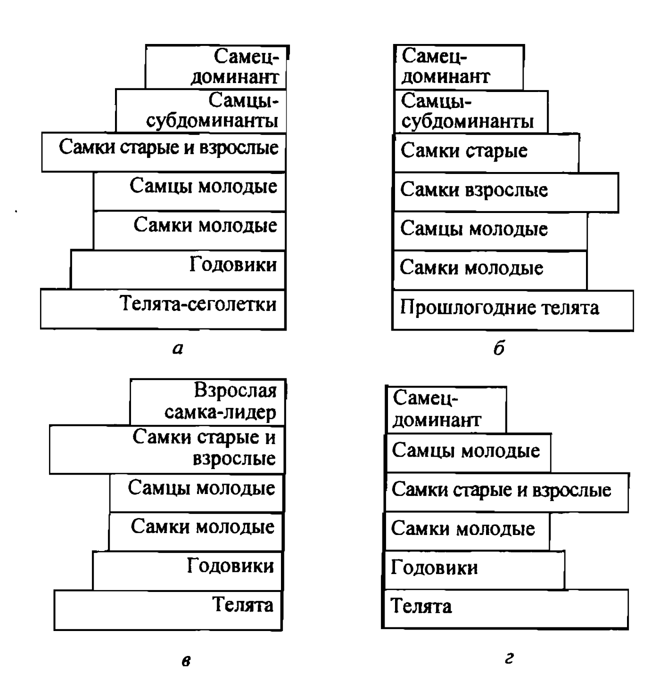


Рис. 65. Иерархическая соподчиненность в стадах овцебыков:
а — зима, репродуктивный покой; *б* — весна, отел; *в* — лето, нагул; *г* — конец лета, гон

стад, при широком выпасе и свободном перемещении иерархическая соподчиненность в стаде еще больше ослаблена. Она проявляется лишь в момент группировки стада при возникновении опасности. В плотных оборонительных шеренге или круге взрослые самцы и самки могут разворотом тела, кивком головы или ударом рога заставить отступить назад молодую особь.

Проявление агрессивности у самцов отмечается чаще, чем у самок, особенно перед и во время гона. Вне брачной поры наблюдаются лишь легкие стычки, чаще при беге. Они постоянно проверяют свой иерархический ранг, сшибаются лбами. Между взрослыми самками стычек во время пастьбы, передвижений меньше, чем между ними и молодыми самками и годовиками. У молодых особей отношение друг к другу более доброжелательное, больше проявляется игривости, чем агрессии. Однако иерархия между ними в различных ситуациях сохраняется.

Лидерство. В стадах оно явно принадлежит самкам. Как правило, стадо ведет одна или две-три опытные, активные и высокоранговые самки с крупными телятами. Реже лидируют яловые самки. Т. Смит (1976) указывает, что на о. Нунивак лидерами в передвижении стада были взрослые самки (86% случаев). На Бикаде в 75% случаев лидировали взрослые и старые самки, в 25 — взрослые и молодые самцы. Среди самок лидировали: взрослые особи с телятами — 54,2% случаев, старые самки с телятами — 25, яловые старые и взрослые самки — 20,8. У самцов в 75% случаев стадо возглавляли взрос-

лые особи. Отмечены моменты, когда в начале передвижений по опасному маршруту стадо вели взрослые самцы, а затем их сменяли взрослые самки с крупными телятами.

Во время коротких перемещений, в частности с одного участка пастьбы на другой, временным лидером может быть любая особь, в том числе молодая, раньше других вставшая с лежки и ушедшая на пастьбу. За ней, как правило, тянутся другие особи. Иногда впереди стада оказываются молодые самцы. К примеру, 30 июля 1992 г. в районе стационара на Бикаде стадо из 29 особей вели в спокойной обстановке два 4-летних самца, за ними шла тройка более молодых самцов. Позади них двигались самки с телятами, годовики, а замыкали ход 2 взрослых самца, которые постоянно сшибались лбами. Другой случай: 29 июня 1993 г. стадо из 50 голов широко перемещалось с пастьбой по пологому склону к ручью. Впереди шли 5–6 молодых самок без телят. Они попытались перейти ручей, но остальные не пошли за ними, развернулись в обратную сторону. Временные лидеры оказались позади стада.

Летом во время длительных дневных или многосуточных перемещений, когда в стаде отсутствуют взрослые самцы, лидируют, безусловно, опытные самки, хорошо ориентирующиеся в окрестных тундрах. Они первыми преодолевают естественные преграды, такие, например, как бурлящие весенние ручьи, о чем упоминалось выше. Если же в стаде находятся не отяжелевшие, активные взрослые самцы, то они нередко выступают вперед в местах опасных переходов. Во время миграций стад в отдаленные районы тундр ведущую роль в перемещениях играют самцы-доминанты или субдоминанты, которые, очевидно, уже кочевали летом в одиночку или парой по окрестным тундрам и хорошо освоили миграционные пути.

Социальное поведение овцебыков тесно связано с пищевым, половым, материнским, оборонительным поведением. В стаде поведение особей зависит от их возрастного класса, пола, опыта, а также годового цикла жизни зверей. Молодые особи обладают максимальным уровнем эмоциональной возбудимости и способности к исследовательскому поведению. К ним относятся телята, годовалые особи, двухлетки. Они наиболее внимательны к поведению других, опытных членов стада. С возрастом особи становятся все более независимыми, совершенствуется стереотип их поведения.

РОСТ ЧИСЛЕННОСТИ

Оценка поголовья овцебыка на Таймыре проводилась ежегодно на протяжении всего периода исследований (1974–1995 гг.). Применялись как наземный, так и аэровизуальный способы учета в период с апреля по август. Такой комбинированный метод позволял точнее выявить численность популяции с учетом приплода и отхода зверей (Якушкин, 1992). С небольшим отличием он применялся на Аляске, полуострове Сьюард (Smith, 1987). На первом этапе естественного расселения овцебыка, когда большинство животных обитало в долине Бикады, учет стад и одиночных особей был довольно точным, не требовал больших затрат. До начала и в период отела, пока предвесенний период позволял использовать снегоходы, проводился наземный подсчет животных.

Главное внимание обращалось на размер приплода и структуру стад. С резким расширением ареала в 1985 г. учет на снегоходах уже не давал полной картины состояния численности популяции, требовался авиаучет.

Как показал многолетний опыт, лучшее время аэровизуального учета овцебыков — третья декада мая — первая декада июня, когда тундра еще сплошь заснежена, отел в основном закончился, животные сосредоточены в крупных стадах и хорошо заметны на белом фоне. Однако и авиаучет не позволял обнаружить все стада, особенно отдаленные, если не было никаких сведений о их предполагаемых местах обитания. В этом случае опрашивали работников геологических партий, пилотов Хатангского авиаотряда, которые часто и широко совершали полеты по Восточному Таймыру и нередко точно указывали места нахождения далеко ушедших стад и одиночных быков. Именно с их помощью были получены ценные сведения об эмиграции стад в 1985–1986 гг. за горы Бырранга в арктическую тундру.

В летний период наземно с использованием моторных лодок ежегодно обследовали долину Бикады и соседние тундры площадью около 200 тыс. га. Авиаполетами весной охватывали места зимовок стад, а летом — почти всю территорию северо-восточного Таймыра (до 10–12 млн га), т. е. значительно шире ареала популяции. Для авиаучета применяли легкий самолет Ан-2, реже — вертолет Ми-8. Полеты совершали на высоте 100–150 м. На борту находилось несколько учетчиков, причем один их них располагался в кабине пилотов, где визуальный обзор шире. Он имел на руках крупномасштабные карты, на них отмечались все встреченные на маршруте овцебыки. При обнаружении стада в нем подсчитывали общее количество зверей, телят, взрослых самцов. Крупные стада фотографировали на виражах через открытые иллюминаторы, иногда совершали посадки для точного подсчета особей и выявления его структуры. Авиамаршруты строились, как правило, произвольно, но с охватом районов отела, летнего нагула. В бассейне Бикады облеты производились довольно часто, с повторами, что позволяло выявить практически все стада. В долине Бикады при наземном и авиаобследовании подсчет зверей был неоднократным и точным. К примеру, летом 1990 г. было учтено 12 стад численностью 229 особей и 11 одиночных самцов, что составило 57,8% всего поголовья.

Динамика численности и присущий ей тип представляют собой интегрированный ответ популяции на изменяющиеся условия среды. Таймырская популяция овцебыка отличается высоким приростом и высокой продуктивностью по сравнению с аборигенными популяциями вида (Якушкин, 1992). Ее процветание стало возможным благодаря наличию в районе интродукции благоприятной среды обитания. Сравнительные экологические параметры интродуцированных популяций овцебыка разных регионов свидетельствуют: чем в лучшую среду обитания попали завезенные животные, чем крупнее их партии и выше сохранность после вселения, тем быстрее идет прирост поголовья, эффективнее формируются популяции. Указанные закономерности характерны для популяций Аляски и Таймыра, Северного Лабрадора и Западной Гренландии. В двух первых регионах с момента интродукции по 1983 г. первое место по приросту поголовья занимала популяция северо-востока Аляски, за ней — популяции полуостровов Таймыр и Сьюард

Таблица 71

Динамика численности трех материковых популяций на Аляске и двух популяций на севере Сибири

Показатели	Аляска			Север Сибири	
	северо-восток	северо-запад	полуостров Сьюард	полуостров Таймыр	остров Врангеля
Годы интродукции	1969; 1970	1970; 1977	1970; 1981	1974; 1975	1975
Выпущено особей	52; 13	36; 34	36; 36	10; 20	20
Насчитывалось особей в 1983 г.	235	86	162	83	27
Прирост к 1983 г., %	361,5	122,8	225,0	276,7	135,0
Насчитывалось особей в 1988 г.	650	200	527	295	84
Прирост за 5 лет, %	276,5	232,5	325,3	355,4	311,4
Численность к лету 1990 г.	600*	370*	700*	415	125

* Примерные данные (Бюллетень “Ovibos”, Dec. 1991 г., Alaska).

(табл. 71). Самый низкий прирост отмечен для популяций северо-запада Аляски и о. Врангеля. В последнем районе зафиксирован большой отход интродуцентов. Через 5 лет, к 1988 г., прирост поголовья по всем пяти популяциям значительно выравнялся и был относительно высок. В последующие годы шло дальнейшее нарастание численности. К весне 1990 г. популяция на полуострове Таймыр достигла 415–435, а на о. Врангеля — 125 особей.

В двух других регионах — Северном Лабрадоре (Квебек) и Западной Гренландии — формирование популяций овцебыка также шло успешно. В Квебеке после интродукции в 70-х годах 54 особей прирост поголовья к 1983 г. достиг 274,1% и был почти таким же, как по таймырской популяции. В последующие 3 года (1984–1986) он возрос еще на 195,5 % (Le Henaff, Crête, 1989). К 1994 г. численность популяций достигла 1000 особей (Couturier,

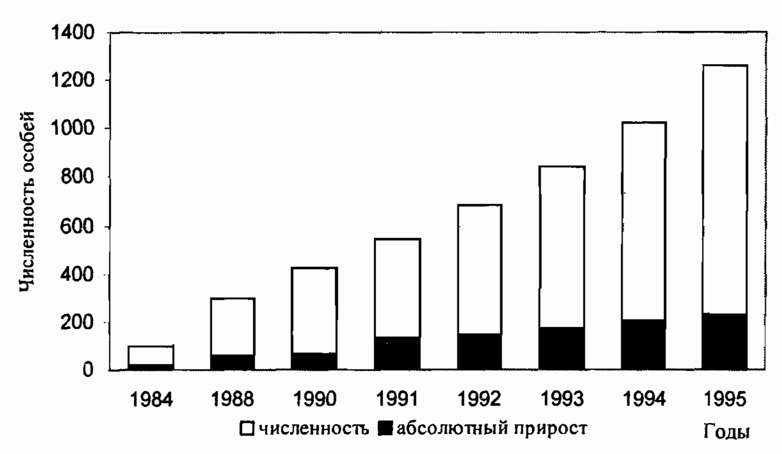


Рис. 66. Динамика численности популяции овцебыка на Таймыре

1995). В Западной Гренландии после интродукции в 60-х годах 27 овцебыков численность их к 1983 г. увеличилась до 500 особей, или в 18,5 раза, а к 1986 г. до 1500, или еще на 300% (Klein, 1988). В последующие годы численность росла устойчиво и к 1990 г. достигла 3300 особей (Olesen et al., 1994). Это наивысшие для вида показатели прироста, обусловленные высокопродуктивными пастбищами района залива Сендре Стремфьорд.

На Таймыре с момента получения приплодов (1978–1980 гг.) увеличение численности овцебыков шло по нарастающей (Кацарский, 1985, 1989; Якушкин, 1987; Yakushkin, Barr, 1988; Yakushkin, 1989). Почти все взрослые самки приносили приплод ежегодно, за исключением 1990 г., когда отмечена их высокая яловость. Первое удвоение численности, начиная с 1979 г., произошло за короткое время — 2 года, второе — за 3 года. К 1984 г. популяция достигла 100 особей, в 1989 г. — почти 300, в 1990 г. их было более 400 (табл. 71). В последующие 5 лет скорость роста была высокой, в пределах 1,23–1,24. К окончанию 20-летнего периода акклиматизации и расселения (1974–1994) численность популяции составила 1000–1050 особей (Якушкин, 1996) (рис. 66). В последующие 2 года она возросла еще в 1,5 раза и к лету 1996 г. достигла 1500–1600 особей. Таким образом, к середине 90-х годов таймырская популяция овцебыка по своим демографическим параметрам стала не только крупной, но и экологически устойчивой. По прогнозному расчету на модели, ее динамичный рост будет продолжаться и в последующие десятилетия.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОПУЛЯЦИИ

По определению С.С. Шварца (1969б), биологическая продуктивность популяции определяется ее структурой и организацией. Популяция оптимальной структуры обладает высокой биологической стабильностью, сочетающейся с высокой продуктивностью.

Продуктивность — главнейший показатель экологического благополучия популяций овцебыка. На её параметры непосредственно влияют жесткие факторы среды. При неблагоприятных климатических и кормовых условиях у овцебыков наблюдаются неудовлетворительные нагул и гон, увеличивается яловость самок, снижается величина приплода, возрастает отход особей. И наоборот, при благоприятных факторах среды популяции овцебыка имеют высокие показатели прироста .

Основные параметры продуктивности таймырской популяции получены нами на основании ежегодных обследований большинства стад в весенне-летний сезон. Весь период репродукции овцебыков на воле (1982–1995 гг.) подразделен условно на 3 части: начало формирования, завершение формирования и начало становления популяции. Это позволило проследить в хронологии изменения параметров ее продуктивности.

В начальный период формирования (1982–1985 гг.) популяция имела довольно высокие показатели прироста — не ниже 20% (20,5–25,0). Сохранность телят достигала 88,7–100% (табл. 72). Соотношение "телята : взрослые

Таблица 72

Продуктивность популяции овцебыка в начальный период ее формирования (1982–1985 гг.), %

Показатели	1982 г.	1983 г.	1984 г.	1985 г.
Величина приплода	22,7	20,5	21,6	25,0
Сохранность телят*	93,7	100,0	95,6	88,9
Соотношение "телята : взрослые самки"**	0,833	0,739	0,821	0,889
Яловость взрослых самок	10,4	26.1	13,5	0
Отход особей за год	1,5	2,4	1,9	3,7
Темпы прироста	29,5	25,7	22,9	29,4

* К июлю.

** На 1 самку — 0,833 теленка, или на 100 самок — 83,3 теленка.

самки" также было высоким (0,739–0,917). Подавляющее большинство взрослых самок приносили приплод ежегодно, их яловость была низкой. В 1984 г. количество половозрелых самок удвоилось, молодые самки начали вступать в гон с 2–3 лет и приносить потомство почти каждый год, что значительно повысило биологическую продуктивность популяции. Годовой отход особей был незначительным, среди взрослых особей до 1984 г. он вообще не отмечался. Очевидно, это было обусловлено хорошей адаптацией животных к новым условиям среды. Резких отклонений климата от нормы в рассматриваемый период не отмечалось. Благоприятным по климатическим и кормовым условиям был 1985 г., и вследствие этого весной следующего года впервые приплод принесли самки в возрасте 2 лет, что еще больше повысило продуктивность популяции. Д. Кляйн (1988) указывает, что популяции овцебыка, созданные на Аляске, севере Сибири, в Квебеке, Западной Гренландии, отличаются высокими темпами прироста. На Таймыре прирост за 1982–1985 гг. достигал 22,9–29,5% и был не ниже, чем в других популяциях. Он оставался высоким и в последующие годы (Yakushkin, Barr, 1988).

Завершающий период формирования популяции (1986–1990 гг.) отличался тем, что у овцебыков произошел резкий спад в размножении из-за аномалии климата, случившийся летом 1989 г. Отмечен очень короткий период вегетации растительности и низкий прирост ее биомассы, что привело к плохому нагулу, гону и высокой яловости самок. В гоне их участвовало около 60%. Весной 1990 г. размер приплода составил лишь 15,7 %, значительно ниже, чем в предыдущие годы. Телят-сеголеток в стадах было меньше, чем годовиков (18,6%). Яловость самок достигла рекордного показателя — почти 37%. Произошел значительный отход (до 7%) ослабленных новорожденных телят. Темпы прироста популяции снизились до 15,2% — почти на 9% по сравнению с предыдущим годом. Следовательно, в сезон 1989/90 г. популяция испытала резкое воздействие среды, в размножении овцебыков произошел срыв, что привело к снижению показателей продуктивности (рис. 67).

Д. Грэй (1990) на основании исследований популяции овцебыка на о. Батерст (Канада) пришел к заключению, что причины, влияющие на темпы размножения и производительность популяции, непосредственно связаны с состоянием среды обитания. При коротком вегетационном периоде, плохом

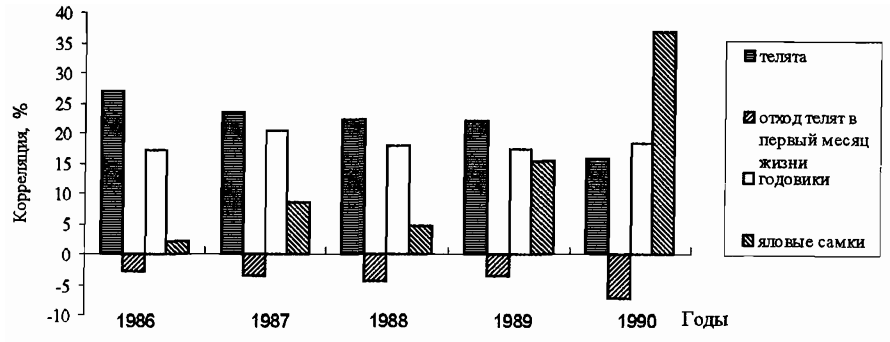


Рис. 67. Продуктивность популяции овцебыка на Таймыре в зависимости от экологических условий года (июнь — июль)

нагуле и неблагоприятной зимовке у самок овцебыков происходит резорбция эмбрионов, гибель ослабленных новорожденных телят и другие отрицательные явления. Однако автор подчеркивает, что после неблагоприятного сезона длительного перерыва в воспроизводстве не отмечается. Следовательно, многие популяции овцебыка обладают большими биологическими возможностями для быстрого выхода из репродуктивного срыва.

В период становления таймырской популяции (1991–1995 гг.) ее биологическая продуктивность отличалась высокими и стабильными показателями (табл. 73). Резких отклонений климата от нормы не отмечалось, хотя и были годы с благоприятными (1991) и неудовлетворительными (1994) условиями среды. Величина приплода в среднем за пятилетие составила 23,7% — несколько выше, чем в начальный период формирования популяции (22,5%). Сохранность телят была высокой. На 100 половозрелых самок приходилось от 75,8 до 86,8 сеголеток. Яловость самок за пятилетие несколько возросла, что сказалось на темпах прироста популяции (в среднем 24,3%). Годовой естественный отход особей был незначительным, в пределах 2,2–3,2%. Он наблюдался в основном среди новорожденных телят и старых особей.

Особо следует остановиться на биологической продуктивности конкретных стад овцебыков, где показатели выше и достовернее, чем в целом по популяции. Для примера приведем данные продуктивности стад за июль — август 1993 г. в долине Бикады. Этот год по климатическим и кормовым условиям

Таблица 73

Продуктивность популяции овцебыка в период ее становления (1991–1995 гг.), %

Показатели	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1994 г.	1995 г.
Величина приплода в популяции	24,3	21,6	20,7	25,4	26,5
Сохранность телят	94,9	96,7	97,1	95,0	94,3
Соотношение "телята : взрослые самки"	0,868	0,814	0,85	0,758	0,82
Яловость взрослых самок	8,1	15,3	12,1	19,2	12,3
Отход особей за год	3,2	2,2	3,0	3,0	2,8
Темпы прироста	28,9	25,2	22,4	22,0	23,0

Таблица 74

Продуктивность стад овцебыков в долине р. Бикада, 1993 г.

Время обследования	Количество особей в стадах	Соотношение, %			Соотношение "самки : телята"
		взрослые самки	телята	яловые самки	
Июнь	107	40,2	27,1	32,5	100:67,4
Июль	341	36,9	29,3	20,6	100:79,4
Август	67	38,8	28,3	26,9	100:73,1
Итого, среднее	515	37,9	28,7	24,1	100:75,9

был удовлетворительным, т.е. обычным. За весну и лето было обследовано 26 стад общей численностью 515 особей (табл. 74). Размер приплода с июня по август не имел больших различий, в среднем составил 28,7%, или на 8,0% больше, чем во всей популяции. Это объясняется высоким удельным весом самок в стадах (37,9%). Однако и яловость их была значительной (24,1%). За горами Бырранга в северной субпопуляции размер приплода был ниже — 25,0%, а в южной составлял лишь 13,6%. Естественно, яловость самок в этих микропопуляциях была намного выше, чем в центральной субпопуляции. Такой разброс показателей приплода объясняется различиями в кормовой ценности угодий.

Для сравнения укажем, что на о. Врангеля популяция овцебыка к середине 80-х годов (1984–1987) также отличалась высокой производительностью. Величина приплода за эти годы составила в среднем 23,1%, отход новорожденных детенышей — 3,3% в год. На 100 взрослых самок приходилось 66,4 теленка (Ковалев, 1990а).

Из зарубежных интродуцированных популяций овцебыка высокие показатели биологической продуктивности характерны для популяций Западной Гренландии, Аляски, Северного Лабрадора; низкие — для популяций Швеции и Норвегии. Из аборигенных популяций высокую производительность имеют овцебыки островов Банкс и Виктория (Канада), Земли Джеймсона (Восточная Гренландия), а низкую — популяции на Земле Пири (Северная Гренландия) и высокоширотных арктических островах Канады. По показателям продуктивности таймырская популяция близка к популяциям северо-востока Аляски и Северного Лабрадора (Klein et al., 1993).

ТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И КОНКУРЕНТЫ

Система трофических взаимоотношений травоядных в тундровой зоне довольно проста, ибо здесь нет большого видового разнообразия животных. В центре трофических связей стоят два копытных вида: дикий северный олень и овцебык — основные потребители растительной пищи. На Таймыре насчитывается около 600 тыс. диких северных оленей (Pavlov et al., 1996). На зиму они откочевывают к югу в горно-таежную зону, в тундре остаются лишь небольшие локальные стада. Овцебык на Таймыре пока немногочислен и ограничен определенным районом обитания. Поэтому межвидовые взаимоотношения между этими видами в зимний период ослаблены. Там, где они контактируют, использование зимних пастбищ может перекрываться.

В некоторой степени трофические взаимоотношения овцебыка прослеживаются с другими потребителями растительной пищи: леммингами, зайцами, куропатками, гусями. В отдельные годы эти виды в тундровой зоне многочисленны. Лемминги (сибирский и копытный) при пике численности наносят большой урон травянистой и кустарниковой растительности, они буквально скашивают траву в местах зимних стаций, тем самым нанося ущерб зимним пастбищам копытных. Это хорошо прослеживалось при изгородном содержании овцебыков: отдельные полоски растительности по небольшим ложбинам были превращены грызунами в труху. Заяц-беляк в период подъема численности придерживается зимой группами и стадами малоснежных участков, как и овцебык. Поэтому он нередко использует копаницы овцебыков, как и куропатка. Косвенно трофическая связь прослеживается между овцебыком и таким хищным видом, как песец. Последний устраивает свои норовища по возвышенным местам, где от хорошего прогрева и органики рано вегетирует растительность. Летом она имеет богатый видовой состав, а осенью долго сохраняется в зеленом виде. Овцебыки регулярно заходят на норовища, особенно весной при появлении первой зелени.

К трофическим конкурентам овцебыка следует отнести все перечисленные выше травоядные виды, но основным считается дикий северный олень, или карибу. По мнению ряда иностранных исследователей (Maher, Holmes, 1963; Tener, 1965; Lent, 1974; Wilkinson, Shank, 1974; Wilkinson, et al., 1976 и др.), карибу вряд ли можно считать серьезным конкурентом овцебыка, так как в большинстве случаев пастбища их разграничены территориально, а в некоторых регионах карибу малочисленны или отсутствуют. Правда, на архипелаге Шпицберген вымирание небольшой интродуцированной популяции овцебыка некоторые авторы (Klein, Staaland, 1984) связывают все же с влиянием, в первую очередь, конкуренции со стороны северного оленя. В Западной Гренландии во избежание перенасыщения угодий и уменьшения пищевой конкуренции с карибу осуществляются меры по ограничению роста численности овцебыка (Olesen, 1993). На о. Банкс, по данным П. Уилкинсона и К. Шэнка (1974), пастбища карибу и овцебыков частично совпадают. Иногда эти животные пасутся совсем рядом, не обращая внимания друг на друга. Однако в летний период овцебыки чаще выпасаются на влажных тундрах, где больше осок, пушиц, злаков, а карибу — на сухих тундрах и горных плато. Авторы считают, что межвидовая конкуренция между ними проявляется частично и не имеет большого значения. По последним данным (Ihl, Klein, 1995), на полуострове Сьюард (Западная Аляска) у северного оленя, завезенного сюда 100 лет назад, и овцебыка (около 1000 особей) использование местообитаний частично совпадает. С другой стороны, как показывают исследования, эти два вида могут лишь слабо конкурировать по кормам.

На северо-востоке Таймыра межвидовые отношения овцебыка и дикого северного оленя складываются благополучно. Олень не является в этом районе серьезным конкурентом по кормам, ибо в бесснежный период он рассредоточен широко, а к зиме в основной массе покидает тундровую зону. Летом численность оленя на всем Восточном Таймыре составляет несколько тысяч особей. Такая картина наблюдается на протяжении ряда десятилетий (Якушкин, 1992). Основное количество его обитает на Западном и Центральном

Таймыре (Pavlov et al., 1996). В бассейне р. Бикада летом насчитывается не более 500–600 особей, или 0,5–0,6 особи на 1000 га. Зимой в долине реки остается несколько десятков этих животных. Порой они заходят на малоснежные участки, где пасутся овцебыки, но явных помех не возникает. Летом овцебыки и олени часто находятся на разных пастбищах. Нечто подобное мы наблюдали на северо-востоке Аляски в пределах Арктического заповедника диких животных в июне 1990 г. При массовом подходе с юга карибу они придерживались в прибрежной арктической зоне пологих склонов и водораздельных плато, а стада овцебыков выпасались в котловинах и поймах рек (Якушкин, 1992).

ПРЕСС ХИЩНИКОВ

У овцебыков врагов немного. Х. Тинг (1990) относит к ним волка, белого медведя и человека. Первые два вида естественных хищников широко распространены в арктических районах, но большая часть овцебыков гибнет от волков, а не медведей. Однако в отдельных регионах Арктики и Субарктики нет ни волков (острова Нунивак, Врангеля, Западная Гренландия), ни белых медведей (Западная Гренландия). Естественно, пресс хищников на овцебыка в таких районах отсутствует, но беспокойство или урон ему могут наносить человек и его техника. В Канадской Арктике овцебык может стать жертвой тундрового медведя гризли (Gunn, 1990). На Аляске известны случаи гибели овцебыков от медведя барибала в период вольерного содержания их в лесной зоне под Фербенксом в 30-х годах (Hartley, 1956).

У овцебыков выработалась эволюционно и закрепилась генетически сильная и эффективная защитная реакция от нападения крупных хищников. Поэтому случаи добычи животных из активно обороняющегося стада довольно редки. По-видимому, успешно могут защищаться от хищников и одиночные особи, пары, тройки (Успенский, 1966). Тем не менее, случаи убийства одиночных взрослых быков в Канадской Арктике известны (Gray, 1970,1983). В редких случаях овцебык может стать жертвой белого медведя (Успенский, 1977). В Северо-Восточной Гренландии доподлинно зафиксированы факты гибели овцебыков от этого хищника (Thing, 1990).

Д. Грэй (1983, 1987, 1990), проведший многолетние исследования на о. Батерст, считает, что хищничество волков, судя по всему, незначительно влияет на местную популяцию овцебыка. Из 21 зафиксированной попытки нападения волков лишь 3 окончились гибелью быков. Это небольшой урон. Однако автор предполагает, что на некоторых других арктических островах при резком снижении численности карибу вполне возможно возрастание хищничества в отношении овцебыков (Gray, 1990).

На о. Банкс, где существует самая крупная в мире аборигенная популяция овцебыка, пресс хищников со стороны волков также, видимо, несущественный. По сведениям П. Уилкинсона и Х. Шэнка (1974), за летний период 1973 г. в местах обследования на севере острова было встречено лишь 2 волка и 1 белый медведь. При обнаружении 13 довольно свежих трупов овцебыков авторы не отметили ни одного случая гибели зверей от хищников. Как

свидетельствует А. Ганн (1990), хищники на островах Виктория и Банкс не являются важным фактором в регулировании численности овцебыка. По оценкам Х. Тинга (1990), в Северо-Восточной Гренландии волки, очевидно, незначительно воздействуют на поголовье овцебыков по сравнению с уровнем их естественного отхода. Там, где нет волков, но есть белый медведь, гибель от последнего, судя по многолетней ситуации в ряде регионов, вряд ли можно считать значительной.

На Таймыре главный враг овцебыков — волк. Потенциально врагами могут быть также белый медведь и росомаха (при заходе их в арктические тундры). Численность волка довольно высокая. Плотность его населения в тундрах Восточного Таймыра, в том числе и в районе Бикады, составила в середине 70-х годов 1,5 особи на 1000 км^2 (Боржонов, 1977). В бассейне Бикады этот хищник размножается, устраивая логово в норовищах или расщелинах скал. Весной и осенью он совершает миграции вслед за диким северным оленем. В апреле — мае исследователи ежегодно регистрировали следы 5–10 пар проходных зверей, а размножалось не менее двух пар хищников. Зимой отмечали от 1 до 4 особей (Кацарский, Ликонцев, 1987). Зимующие в долине Бикады северные олени являются основной добычей волков, как и на всем Таймыре. Во второй половине зимы (март — май), когда на Бикаде начинались исследования, нами неоднократно отмечались случаи гибели оленей от хищников. К примеру, в районе оз. Хутудатурку (восточнее р. Бикада 8 км) пара волков за 1 месяц затравила 6 животных, из них 3 были съедены полностью (Кацарский, Ликонцев, 1987). Охота волков на оленей снижает пресс хищничества на овцебыков (Якушкин, 1992).

Первый случай сближения волков и овцебыков отмечен еще при изгородном содержании интродуцентов. В марте 1978 г. 3 взрослых хищника проникли в загоны по заснеженной низине и проследовали мимо пасущегося стада овцебыков в 500 м. Нападения на незнакомых крупных зверей, ведущих себя спокойно, не произошло. Второй контакт наблюдался в мае 1979 г., когда волк приблизился к изгороди в том месте, недалеко от которого выпасалось стадо. Проникнуть в загон он не смог, уселся на снег и тоскливо выл, пока люди не угнали его прочь. В районе стационара на Бикаде дважды появлялись белые медведи. Один из них заходил в загоны, но овцебыков не встретил, не учуял, не тронул. Другой долго находился у базы стационара, даже временно поселился в гараже. Пришлось его отстрелять. В настоящий период встречи овцебыков с белым медведем, нередко мигрирующим с побережья морей Карского и Лаптевых, не исключены.

При обитании овцебыков на свободе в первые два года волки их не тронули, хотя следы жизнедеятельности последних не раз отмечались нами в местах выпаса. Не подверглись нападению хищников и две взрослые американские самки, ушедшие летом 1975 г. из загонов. Они успешно перезимовали и одна из них вернулась через год к своим сородичам. В июле 1981 г. был зарегистрирован первый случай нападения взрослого волка на стадо овцебыков (25 голов), однако самец-доминант не подпустил его. Волки особенно опасны в период отела копытных, в те моменты, когда новорожденные телята еще не окрепли и не всегда поспевают за матерями при возникновении опасности. В мае 1982 г., на третьем году обитания овцебыков в естествен-

ных условиях, установлен первый случай гибели новорожденного теленка от хищника. Вероятно, нападение было внезапным: звери от испуга сделали рывок на короткое расстояние, а отставший от матери детеныш стал жертвой волка. Хищника добыли, и в его желудке обнаружили почти всю тушку погибшего. По-видимому, зимой 1982/83 г. погибли от волков два самца-одиночки, их останки найдены в долине Бикады.

В конце августа 1983 г. пара взрослых волков преследовала одиночного быка по берегу Бикады в сторону базы стационара, но ему удалось скрыться среди построек, и хищники отступили. В октябре этого же года стая волков из 10 особей прижала стадо овцебыков к сетчатой изгороди. После вмешательства людей хищники прекратили атаку.

Все эти случаи свидетельствуют о том, что экологическая связь хищника и новой жертвы установилась довольно быстро, в течение 3–4 лет (Якушкин, 1983а, 1987; Кацарский, Ликонцев, 1987). Урон овцебыков мог быть и более значительным, если бы не проводилась борьба с волками. За 1975–1985 гг. со снегоходов и вертолетов отстреляно в бассейне Бикады более 40 особей. Это существенно разредило популяцию волка, снизило число гнездовых логовищ. Дальнейшее прекращение регулярных отстрелов и увеличение численности хищников может привести к усилению их пресса на популяцию овцебыка.

ОБОРОНИТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Овцебыки обладают большим набором оборонительных реакций, хорошей памятью, способностью к быстрому научению. Оборонительное поведение их тесно связано с социальным и пищевым, и в целом сыграло решающую роль при интродукции данного вида. На оборонительное поведение животных воздействуют разнообразные формы внешних раздражителей. Если главным врагом овцебыка является волк, то основным источником беспокойства — человек и используемая им техника (Якушкин, 1983а).

Общая реакция стада овцебыков на возникшую опасность такова: при появлении человека пасущиеся звери группируются, порой делают короткий рывок в виде полукруга и рассматривают появившийся объект, а затем или образуют оборону, или быстро уходят, иногда сразу на несколько километров. При появлении волка стадо моментально уплотняется, образует круг или линию обороны, нередко уходит на ближайшее возвышенное место для лучшего обзора и защиты, а с приближением хищника животные нападают на него. Вот как среагировало и повело себя стадо в июле 1981 г. при появлении одиночного волка. Хищник подошел к стаду открыто, но овцебыки моментально образовали плотный оборонительный круг. При этом почти все годовики и телята были оттеснены взрослыми внутрь круга, а снаружи заняли оборону взрослые и молодые самцы и самки. В момент приближения хищника к стаду на 20–10 м возбужденный самец-доминант неоднократно атаковал его, выскакивая из круга на 5–10 м. После отступления волка стадо подходило к самцу, или он сам, пятясь, возвращался назад. Атака со стороны волка продолжалась около 1,5 ч. Когда хищник удалился на 200–300 м, овцебыки начали выпасаться, но все время

держали его в поле зрения (Кацарский, Ликонцев, 1987). Д. Грэй (1983, 1987) описывает случай на о. Батерст, когда волки атаковали овцебыков около 2,5 ч и подходили к ним без скрадывания, открыто.

Оборонительные реакции у овцебыков формируются с момента рождения и совершенствуются в последующие годы жизни. Трехдневный теленок-самец, отставший от матери и стада, принимал темный силуэт приблизившегося к нему человека за врага. Находящаяся под опекой человека 2-месячная самка Нэтти при самостоятельном выпасе на берегу Бикады в 1 км от базы стационара подверглась нападению злобной лайки, сорвавшейся с привязи. Сперва Нэтти рьяно погнала от себя пса, но когда начала отступать к своему привычному месту нахождения, пес настиг ее и нанес глубокие раны на голове и шее. Быстрое появление людей на моторной лодке спасло самку от гибели. Однако она повела себя так, словно мы натравили на нее хищника и тем самым нанесли ей раны. Потребовалось несколько дней контакта, чтобы она успокоилась и стала без боязни подпускать к себе человека. После случившегося Нэтти стала реагировать на любой шум и звук в тундре и моментально прижималась к ногам человека.

В естественных условиях овцебыки столкнулись с воздействием всего комплекса внешних факторов. Они стали очень осторожными, реагируют на любую, даже ложную опасность. И чем дольше они обитают в местных биоценозах, тем в большей степени реакция на внешние раздражители у них совершенствуется и усиливается. Возникновение опасной ситуации является сильным стимулом для сплочения стада, образования оборонительного круга или быстрого ухода плотной группой (рис. 68). Страх перед опасностью даже приглушает на время у части отелившихся самок инстинкт защиты потомства, они убегают вместе со стадом, оставляя позади неокрепших телят (Якушкин, 1983а).



Рис. 68. При окружении стада людьми с трех сторон звери образовали круговую оборону — карэ



Рис. 69. Взрослые быки в период брачной поры не боятся ни собак, ни волков

Овцебыки, обладая хорошим слухом и зрением, при возникновении опасности всегда поддерживают определенную оборонительную дистанцию. Человек может подойти к ним открыто и без шума на 500–400 м. Если животные не убежали, но заметили опасность и начали группироваться для обороны, то к ним можно приблизиться постепенно на 100–50 м, и как предел — на 15–10 м. Если в эти минуты не нарушать спокойствие , то животные могут лечь на отдых. И все же такой близости звери долго не выдерживают, срываются с места. Если следовать за ними в течение суток, то они привыкают к человеку. Информация о приближении опасности поступает к овцебыку через оптический, звуковой и химический каналы. Реакция животного в первом случае выражается в поднятии головы, резком движении тела, во-втором — в сопении, фырканьи, в третьем (при близкой опасности) — в натирании подглазничной железы о выставленную вперед ногу. Одиночный самец в период половой активности теряет чувство страха (рис. 69). Не раз на базе стационара он разгонял собак и ложился у самого порога жилого дома. Человека он отпугивает сопением, раскрытием перекошенного рта, топанием на негнущихся ногах. Нередко после натирания железы, фырканья зверь делает внезапный выпад. Остановить его можно резким звуком — криком или стуком по металлу.

От грозящей стаду опасности первой уходит материнская группа, которую ведут лидирующие самки. За ними следуют неотступно все остальные особи. Замыкают бег, сдерживая опасность, самец-доминант или группа самцов. Они оказывают на стадо сильное стабилизирующее воздействие, тормозят его оборонительную реакцию. Если после нескольких рывков-пробежек стада (по 400–500 м) опасность не миновала, животные надолго стопорят бег, образуя оборону на возвышенном месте.

Реакция овцебыка на приближающийся вертолет или самолет в общем схожа с таковой на наземный транспорт. Животные быстро группируются и уходят на ближайший холм или скатываются в овраг, под обрыв, где занимают обычную круговую оборону. При вираже или зависании вертолета над одиночным быком зверь пытается сперва убежать, спрятаться под обрывом. Если это не удается, он разворачивается на звук, крутится на месте, пытается боднуть нависший над ним столь опасный объект. Пара быков ведет себя почти так же — они разворачиваются на приближающийся сверху сильный звук и принимают позу "валета". Если же убегают, то держатся плотно и нередко поддают друг друга, вероятно, считая, что в возникшем шуме виноват сосед. Это неоднократно отмечалось и при наземном контакте с ними.

Овцебыки реагируют на появление рядом других неопасных видов животных. Испуг стада могут вызвать внезапно пробежавший песец, группа кочующих зайцев, взлетевшие гуси. Если по стаду долго и с лаем бегает песец, то за ним следят не взрослые, а молодые особи, чаще годовики. Они спокойно, но настойчиво преследуют его, и тот убегает. В момент появления у стада крупной и азартной собаки овцебыки быстро организуют оборону и нападение, так же как и на волка. Они преследуют ее, пытаются поддеть или придавить рогами. Иначе ведут себя животные при пикировании на них крупных птиц, например поморников, рьяно защищающих свои гнезда. Взрослые звери обычно убегают от опасного места, телята же пытаются боднуть пикирующую птицу, а потом ищут защиту у матерей. При контакте овцебыков с диким северным оленем первые всегда остаются спокойными. Убегали олени, как более импульсивные и подвижные. Они не подходили к быкам ближе 100 м, но спокойно паслись в 300 м (Якушкин, 1983а).

ПАРАЗИТЫ И БОЛЕЗНИ

Овцебыки всех популяций заражены эндопаразитами — нематодами и цестодами. У них зафиксировано более 20 видов нематод (Alendal, Helle, 1983; Korsholm, Olesen, 1993). Они локализуются в желудке, кишечнике, легких, а простейшие саркоцисты — в скелетных мышцах и тканях органов. Сильное заражение легочными нематодами вызывает смерть животных. В Западной Гренландии при обследовании туш добытых овцебыков и северных оленей было установлено, что эти животные заражены 6–7 видами нематод и 1 видом цестод (Korsholm, Olesen, 1993). Исследователи обнаружили в фекалиях овцебыков небольшое количество ооцистов кокцидий рода Eimeria sp., яйца цестод и легочных нематод. Подобное отмечено и по другим популяциям овцебыка (Gunn, 1990).

Для овцебыков характерны инфекционные и другие болезни. Они заражаются бактерией Yersinia pseudotuberculosis и вирусом контагиозной эктимы ("овечьей оспы"). Впервые иерсиния псевдотуберкулезис была обнаружена у диких овцебыков на о. Банкс в 1986 г. Она зафиксирована у чаек и леммингов, от которых, вероятно, и произошло заражение овцебыков. Гибли те особи, которые обитали в заболоченных местах (Blake et al., 1989). В 1987–1990 гг. на острове от нее пало больше всего взрослых быков (McLean

et al., 1993). Однако во всех половых и возрастных группах животных отмечен летальный исход от этой инфекции.

Инфекционная эктима характерна для овцебыков на фермах (Blake et al., 1987). Впервые ее зафиксировали в 1976–1977 гг. Она поражает губы и ротовую полость животных, ослепляет их. Болезнь не всегда поддается эффективному излечению. Для ее ликвидации проводят неоднократную дезинфекцию и даже сжигание отдельных сооружений ферм. На некоторых фермах отмечены случаи заражения зверей некробактериозом.

У других овцебыков зафиксированы инфекции центральной нервной системы: гнойные образования в мозге и спинном стволе. Для них характерны различные абсцессы, раны, травмы, пневмония, микроскопические вирусные инфекции легких, почек, печени. Выявлен один случай заражения зверя бруцеллезом в восточной части Канадской Арктики (Tessaro et al., 1984).

На Таймыре в начальный период акклиматизации у 4 павших зимой 1976 г. американских овцебыков в возрасте 1,5–2,5 года были обнаружены саркоцисты в скелетных мышцах и тканях диафрагмы, сердца, пищевода (Арсентьева, 1983). По всей видимости, эти звери были заражены цистами на родине. Не исключалось заражение их также легочными и кишечными нематодами. В 1988 г. было проведено полное гельминтологическое вскрытие туш двух взрослых аборигенных быков. У них выявлено 7 видов гельминтов, относящихся к 3 родам семейства Trichostrongylidae (Рудковский, 1991). Они локализовались в желудочно-кишечном тракте (табл. 75, 76). Основное количество нематод было сосредоточено в сычуге и тонком отделе кишечника. У двух зверей насчитали 4393 гельминта. Это довольно высокая степень зараженности. Однако видимых патологических изменений в сычуге и кишечнике не отмечено.

Таблица 75

Зараженность овцебыков Таймыра нематодами семейства Trichostrongylidae

Образец	Гельминты, шт.		Всего, шт.	Степень зараженности
	Ostertagia в сычуге	Nematodirus, Nematodirella в тонком отделе кишечника		
Самец № 1, 7 лет	1634	222	1856	Высокая
Самец № 2, 6 лет	2052	485	2537	Высокая

Таблица 76

Видовой состав гельминтов сычуга

Вид нематод	Степень зараженности, %	
	овцебык № 1	овцебык № 2
Ostertagia circumcincta	56,2	65,4
O. gruehneri	38,3	20,6
O. trifurcata	3,0	7,8
O. davtiani	2,0	6,0
O. arctica	0,5	0,2



Рис. 70. Павшая взрослая самка. Нарушение центральной нервной системы и паралич конечностей

При идентификации 3686 остертагий из сычуга обследованных быков доминировал вид Ostertagia circumcincta. В тонких кишках определили 481 экземпляр Nematodirella longissimespiculata и 4 экземпляра Nematodirus skrjabini (Рудковский, 1991). Таким образом, была установлена смешанная инвазия трихостронгилидами.

Дальнейшие исследования показали, что у овцебыков и диких северных оленей Таймыра паразитируют 5 общих для них трихостронгилид желудочно-кишечного тракта: Ostertagia circumcincta, O. arctica, O. gruehneri, Nematodirella longissimespiculata, Nematodirus skrjabini. У оленей доминировал вид O. gruehneri.

При копрологических исследованиях обнаружены яйца трихостронгилид трех видов, яйца цестод и ооцисты кокцидий. Во всех пробах интенсивность инвазий фекалий была низкой.

В июне 1989 г. в районе стационара “Бикада” погибла 4-летняя яловая самка овцебыка от неустановленной болезни, но явно не от инфекции Yersinia. У самки быстро прогрессировал воспалительный процесс. Видимо, у нее был поражен ствол спинного мозга, так как наблюдался паралич конечностей (рис. 70). Самка была истощена, не брала пищу, имела дряблое сердце с признаками кровоизлияния в сердечную мышцу. Других эпизоотических случаев среди овцебыков на протяжении многих лет не отмечено. Очень редки простудные заболевания. В целом таймырская популяция овцебыка в эпизоотическом отношении находится в здоровом состоянии.

Глава VIII

МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ РОСТА И РАССЕЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

В период формирования популяции овцебыка на Таймыре (1982–1992 гг.) ежегодные объемные авиа- и наземные обследования районов обитания стад нового вида позволяли получать достоверную информацию о социально-демографических параметрах популяции. В последующие годы (1993–1995) из-за резкого снижения финансирования тематики по овцебыку такой возможности не стало. Чтобы не потерять контроль за состоянием популяции, мы провели моделирование ее динамики и использования пастбищной территории на ближайшее десятилетие.* Нечто подобное сделано по популяции овцебыка Западной Гренландии, хотя конечные цели там были иные (Olesen, 1993). В работе использованы методические наработки по моделированию таймырской популяции диких северных оленей (Михайлов, 1980).

ПРОГНОЗНЫЙ РАСЧЕТ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ К 2005 г.

Исходным материалом для анализа, настройки и составления модели динамики популяции овцебыка послужили основные ее параметры за 1986–1990 гг. (табл. 77). Для определения среднего процента яловости, отхода особей использован материал за длительный период, до 1993 г. Влияние экологических факторов на продуктивность популяции проанализировано с 1975 по 1993 г. Взятое за основу пятилетие характеризуется не только более точными данными по численности и структуре популяции, но и тем, что в него вошли два года с высоким и низким темпами размножения. Три остальных года характеризуются средними показателями биологической продуктивности. Данное пятилетие по основным демографическим параметрам популяции легко сравнимо с двумя последующими (1996–2005 гг.).

При настройке модели динамики популяции произведена незначительная корректировка половозрастной структуры, определены коэффициенты размножения, выживания, яловости самок, смертности животных, темпы роста популяции, время удвоения поголовья, потребность в зимних пастбищах. Установлено, что в бассейне р. Бикада зимние дефицитные пастбища, определяющие емкость угодий по кормам, не превышают 20% от всей территории. Для

---

* В составлении модели динамики популяции овцебыка активное участие принял старший научный сотрудник Института информатики и автоматизации РАН В.В.Михайлов.

Таблица 77

Исходные показатели основных параметров популяции овцебыка, %

Показатели	1986 г.	1987 г.	1988 г.	1989 г.	1990 г.
Самцы взрослые (4 года и старше)	15,1	14,9	14,2	14,2	17,1
Самцы молодые (2–3 года)	10,3	11,1	12,4	13,1	13,2
Самки взрослые (3 года и старше)	24,3	23,4	24,1	25,5	27,7
Самки молодые (2 года)	6,0	6,8	9,0	7,5	8,0
Годовалые особи	17,3	20,4	17,9	17,5	18,3
Телята	27,0	23,4	22,4	22,2	15,7
Численность особей*	184–185	235–240	290–300	360–375	415–435
Телята : взрослые самки	0,96	0,88	0,91	0,81	0,56
Телята : молодые самки	0,64	0,33	0,0	0,0	0,0
Яловость взрослых самок	2,0	8,5	4,6	15,4	36,9
Яловость молодых самок	33,9	63,5	100,0	100,0	100,0
Отход за год общий	1,1	2,5	3,8	3,6	4
Отход телят за первый месяц жизни	2,9	3,5	4,4	3,6	7,1

* Расчет структуры дан по минимальной цифре поголовья.

прокорма одной взрослой и молодой особи в течение зимы (8 мес) требуется максимум 230–250 га пастбищной территории. Как уже указывалось, дана градация экологических факторов четырех уровней: благоприятные, удовлетворительные, неблагоприятные и аномально плохие. Первые три условно приняты за экологическую норму со средней повторяемостью 2–5–3 раза за десятилетний период.

Соотношение полов при рождении взято 1:1, но учитывались незначительные отклонения по годам. Самки репродуктивного возраста подразделены на 4 группы: молодые возраста 2 года, взрослые 3–9 лет (репродуктивное ядро), старые 10–13 лет со сниженным репродуктивным потенциалом, самки 14 лет и более, практически не участвующие в размножении. Показатели смертности взяты в зависимости от возраста и пола животных. Смертность новорожденных телят: в удовлетворительный год — 4%, в аномально плохой — 7. Отход телят от месячного возраста до года определен в 3%. Животные от 1 до 9 лет жизни имеют низкую смертность — 0,1–0,2%. Резкое скачкообразное увеличение элиминации самцов и самок наступает при достижении возраста 10–12 лет, а почти полная элиминация происходит к 16–18 годам (Якушкин, 1996). Яловость взрослых самок, включая особей 10–13 лет, составляет в среднем 15%, в аномально плохой год — 40%, в благоприятный — 4%. Молодые 2-летние самки в год размножения имеют высокую яловость (см. табл. 77).

Процедура настройки модели выполнена многократным повтором расчетов, проведенных по средним значениям яловости и смертности, которые оказались предпочтительнее для модели, а также с учетом влияний экологических факторов, кормовой емкости территории, вероятных повторений лет с аномально неблагоприятными условиями среды. Модель составлена на основе ряда уравнений в конечных разностях и описывает динамику численности и структуры популяции по годам до 2005 г.

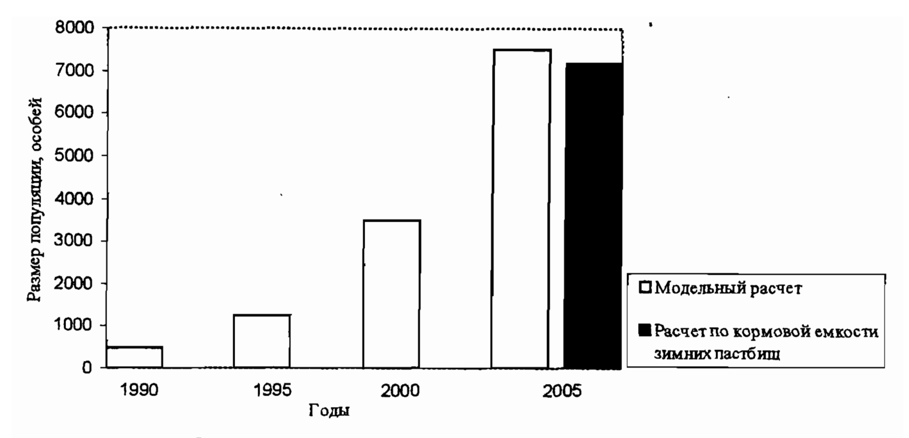


Рис. 71. **Динамика популяции овцебыка на Таймыре до 2005 г.**

Оценка численности популяции, проведенная в 1991–1993 гг. по материалам полевых учетов, не имела существенных расхождений с прогнозными расчетами на модели. В 1994 г. цифры прогноза оказались заниженными, а в 1995 г. совпали с данными полевых расчетов численности и составили в среднем 1250–1260 особей.

В следующем пятилетии (1996–2000), по расчетному прогнозу на модели численность таймырской популяции должна возрасти до 3500 ± 250 особей (± пределы). В первом пятилетии XXI в. поголовье должно увеличиться до 7500 ± 500 особей (рис. 71). По стратегическому прогнозу, численность овцебыка будет расти и в последующие десятилетия. Относительная стабилизация наступит, по-видимому, к концу первой четверти XXI в. (Yakushkin, 1995; Якушкин, 1996).

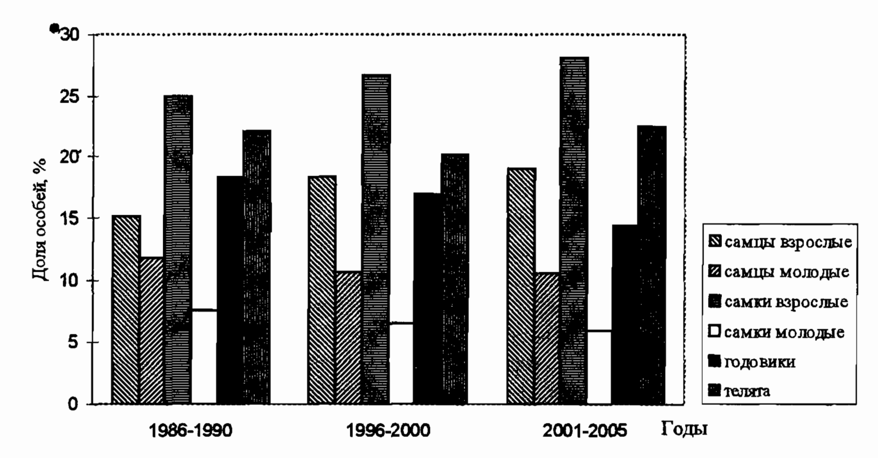


Рис. 72. **Динамика половозрастной структуры таймырской популяции овцебыка по пятилетиям. Фактические данные и прогнозные расчеты до 2005 г.**

По модели, время удвоения численности популяции в 1996–2000 гг. оценивается в 3,3–3,5 года, а в следующем пятилетии — в 3,6–4,6 года. Темпы роста популяции несколько снизятся — до 1,20–1,23 и 1,15–1,20 соответственно. В благоприятные и удовлетворительные по климату и кормам годы (7 из 10 лет) величина приплода составит 23,8–25,6%, а соотношение "телята : взрослые самки" — 0,86–0,92. Дважды ожидается потомство от 2-летних самок. В плохие по экологическим условиям годы расчетного периода размер приплода и соотношения могут быть низкими: 13,4–13,7% и 0,47–0,50. Годовая смертность особей заметно возрастет: за первое пятилетие — до 3,42–9,27, за второе — до 5,41–12,86%. Возрастная и половая структура популяции претерпит некоторые изменения (рис. 72). Во втором пятилетии (2000–2005) доля взрослой части популяции снизится у самок на 3, у самцов — на 4% по сравнению с показателями 1986–1990 гг. Это, вероятно, связано со снижением темпов прироста.

Зона тундр Восточного Таймыра, занимающая около 150 тыс. км^2, по оптимальной емкости зимних пастбищ (без учета высокогорных районов) может вместить в арктических тундрах около 2000, в типичных и субарктических — в пределах 5200–5700 особей. Следовательно, цифры расчетной емкости местообитаний и прогноз динамики численности по модели довольно близки (см. рис. 71). В бассейне р. Бикада — центре ареала популяции — поголовье овцебыков к 2005 г. должно возрасти до 800–900 особей при плотности в зимний сезон 4,0–4,5, в летний — 1,1–1,2 особи на 1000 га. Для зимнего выпаса такую плотность можно считать оптимальной.

ВОЗМОЖНОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО И ИСКУССТВЕННОГО РАССЕЛЕНИЯ ОВЦЕБЫКА НА ТАЙМЫРЕ

Естественное расселение. Обширные тундры трех подзон с разными природно-климатическими условиями способствовали возникновению очаговости в размещении стад, образованию субпопуляций с разной численностью и плотностью. Пока расселение стад идет в пределах Восточного Таймыра. Они не заняли еще прибрежную полосу моря Лаптевых, не приблизились к границе лесотундры. Очень мало стад за горами Бырранга в арктической тундре. По прогнозу, популяция к 2005 г., вероятно, освоит почти всю тундровую зону Восточного Таймыра.

Эмиграции стад в свободные для них тундры Центрального Таймыра пока не происходит. Безусловно, это временное явление. Откочевку стад в западном направлении сдерживает ненасыщенность их в современном ареале. Такое положение может существовать относительно долго. Эмиграции стад мешают и географические барьеры. За горами Бырранга таким барьером является широкая р. Нижняя Таймыра. Она отличается бурным течением. Южнее этой реки располагается оз. Таймыр и его широкий залив Байкуранеру, далеко протянувшийся к югу. И река, и залив расположены на одной географической долготе. Если залив можно обойти с юга, что и проделали кочующие быки, то Нижнюю Таймыру можно пересечь только зимой по снегу. Однако каменистые, а местами обрывистые берега и широкое заснеженное русло, очевидно,

отпугивают стада и даже одиночных быков. По расчетам, интенсивное освоение популяцией тундр Центрального Таймыра может начаться уже в первые годы следующего века, когда численность животных приблизится к оптимальной емкости пастбищ Восточного Таймыра (Якушкин, 1996).

Дополнительный выпуск. Для быстрейшего заполнения овцебыком северо-западной арктической части полуострова Таймыр, удаленного от северо-восточной, где существует популяция, на сотни километров, дополнительный выпуск овцебыка крайне необходим. Этот вопрос обсуждался в печати (Якушкин, 1992; Yakushkin, 1995), ставился НИИСХ Крайнего Севера перед вышестоящими заинтересованными организациями. Многолетние полевые исследования подтвердили, что северо-западная часть Таймыра площадью около 4 млн га экологически пригодна для интродукции и обитания овцебыка. Была дана ландшафтная, геоботаническая и пастбищная характеристика этой территории, определены предполагаемые места обитания животных после их выпуска.

Территория северо-западного Таймыра представлена равнинными и горными ландшафтами, причем равнинная часть по правобережью Енисейского залива, Карского моря, низовий р. Пясина занимает до 80%, а горная часть в виде западных отрогов Бырранга — до 20%. Обширные равнинные тундры — это в основном летние пастбища, горные тундры — зимние пастбища овцебыков. Разнообразие рельефа — один из первых физических признаков пригодности территории для закрепления и обитания здесь этих животных (рис. 73).

Северо-западный район Таймыра отличается суровым климатом. Зима здесь длительная (8 мес), жесткая, в отдельные годы многоснежная. В мае высота снега в низовьях Пясины достигает 38 см, в районе Усть-Тареи — почти 50, в долине Енисейского залива — 100 см. По средним показателям, это значительно больше, чем в бассейне р. Бикада и оз. Таймыр. Лето на побережье Карского моря холодное, дождливое, с частыми туманами. В прибрежной полосе средняя температура июля не превышает +4° С, в материковой части (Усть-Тарея) +6...8° С.

В геоботаническом отношении северо-западный район представлен подзо-

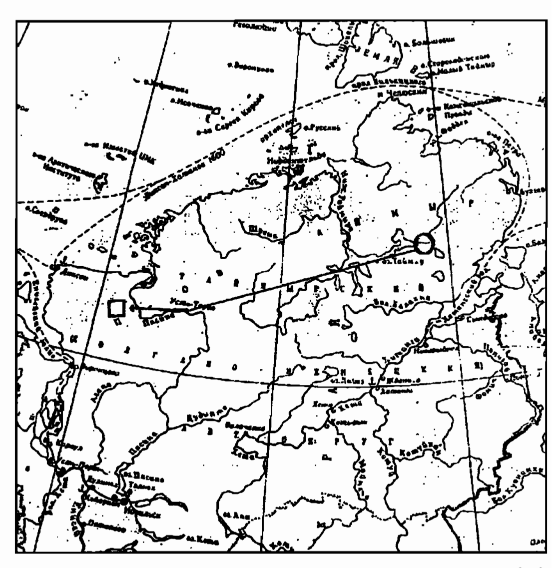


Рис. 73. Район отлова и дополнительного выпуска овцебыков на Таймыре:

○ — район отлова;

□ — район интродукции;

→ — маршрут доставки

нами арктических и типичных (субарктических) тундр. В первую входит пояс каменистых полярных пустынь, занимающих небольшие площади отрогов Бырранга высотой 300-400 м. Вся остальная часть занята горными и низинными тундрами, комплексными и травяными болотами. Вторая подзона занята в основном равнинными тундрами и долинными кустарниками, комплексными болотами и луговыми сообществами.

Флора сосудистых растений на широте Усть-Тареи (73° 15') и в среднем течении р. Пура достигает 240 видов. Видовой состав сосудистых растений почти такой же, как на северо-востоке Таймыра. Следовательно, кормовая флора овцебыка на северо-западе региона будет примерно такая же, как в бассейне р. Бикада. Она достаточно разнообразна, продуктивна и качественна по составу. Продуктивность надземной фитомассы в разных растительных сообществах колеблется от 75,0 до 284,0 г/см^2 . Наиболее продуктивны злаковые переувлажненные и злаково-разнотравные луга, полигональные болота и бугорковые ерниково-кустарничково-злаково-моховые тундры. Главным фактором при расселении овцебыка является не столько продуктивность пастбищ, сколько их доступность в снежный период. Из-за частых циклонов и метелей, выпадения значительного количества снега доступность зимних пастбищ на Западном Таймыре несколько хуже, чем на Восточном.

Заметной пищевой конкуренции с диким северным оленем в летний период едва ли можно ожидать, так как оба вида при выпасе разграничены территориально. При возникновении популяции овцебыка на Западном Таймыре и достижении ею значительной плотности возможно расширение ее ареала в арктические и типичные тундры Центрального Таймыра.

Ключевой участок под выпуск и первоначальное закрепление овцебыков выбран в междуречье Малой Пуры — Пясины площадью 350 тыс. га. На его территории имеются разнообразные высокопродуктивные пастбища. По своему расположению, ландшафтно-географической характеристике участок привлекателен не только для интродукции, но и удобен для слежения за животными. Здесь можно подобрать место для строительства биологического стационара.

В случае успеха интродукции и расселения овцебыка в тундровой зоне Западного Таймыра на всем полуострове в отдаленной перспективе может возникнуть единая многотысячная популяция ценного копытного вида. В хозяйственный оборот будут вовлечены растительные ресурсы высоких широт. Крупная популяция позволит создать и использовать резервы мясной, шкуровой и меховой продукции, широко организовать спортивно-охотничий туризм. Подобное уже существует в Канаде, Гренландии и на Аляске.

ИНТРОДУКЦИЯ ОВЦЕБЫКА В РЕСПУБЛИКЕ САХА (ЯКУТИЯ) И НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

Перспективы акклиматизации овцебыка в арктической зоне Якутии активно обсуждалась в зоологической литературе еще в 20–30-х годах (Бутурлин, 1929; Верховский, 1929; Насимович, 1933 и др.). Позже, в 60-х годах, ее вновь затронул О.В. Егоров (1963). Им было предложено несколько районов

для интродукции нового вида — на арктических островах и в северной материковой части Якутии. В начале 90-х годов более конкретно проблема отлова овцебыков на Таймыре и выпуска их в соседнем регионе обсуждалась нами с якутскими зоологами. Однако в тот период она не была решена. В 1995 г. на II Международной конференции по арктическим копытным (Аляска, Фербенкс) вопрос о необходимости завоза овцебыков в Якутию вновь подняли зоологи Н. Соломонов, М. Слепцов, В. Тихонов (Solomonov et al., 1995). Они предложили три наиболее перспективных района для расселения зверей: северную часть хребта Хараулах (охранная зона заповедника "Дельта Лены"), Кондаковское горное плато в низовьях р. Индигирка и Юкагирское плато в низовьях р. Колыма.

В 1996 г. планы якутских зоологов осуществились. В августе — сентябре на Восточном Таймыре под руководством В.Б. Тихонова было отловлено 24 молодых овцебыка (телята и годовики), которых доставили на один из участков заповедника "Дельта Лены". Первую зимовку они должны были провести на огороженных пастбищах. Однако зимой одна группа зверей из 12 особей ушла из загонов. Ее оставили на свободе (хребет Хараулах). Первая зимовка всех животных, судя по устным сообщениям, прошла удовлетворительно, но осталось 22 особи.

Позднее зверей, обитающих на воле, потеряли. В апреле 1997 г. они ушли из первоначального района на 120 км и закрепились в районе Оленекской протоки. Вторая группа из 10 особей, оказавшись на свободе в июле 1997 г., переместилась на 40 км от загонов и находилась в районе Тикси.

В 1997 г. район выпуска овцебыков был расширен. Осенью на Таймыре отловили 40 зверей. Одна партия предназначалась для Якутии, другая — для Полярного Урала. В Якутию отправили 25 молодых животных. Два теленка погибли, остальных выпустили в северо-западной части Якутии в районе кряжа Прончищева и Анабарского залива.

На Полярный Урал доставили партию из 15 овцебыков. Она состояла из трех самцов в возрасте 1,5 года и 12 телят в возрасте 5–6 мес. Выпустили их в район р. Щучья на территорию Горнохадатинского заказника. Молодые звери перезимовали нормально, но один самец погиб от бурого медведя.

В июле 1998 г. сюда привезли двух овцебыков (самцов) из Московского зоопарка. Кроме того, в сентябре-октябре запланировали дополнительный выпуск крупной партии таймырских овцебыков в тот же или соседний район.

Не исключено, что со временем будут осуществлены выпуски овцебыков и в других районах российской Арктики. Ф.Б. Чернявский (Chernyavskyii, 1995) на упомянутой выше конференции предложил осуществить интродукцию овцебыка в горной части Чукотки. По мнению автора, исходным материалом для выпуска должны послужить звери из популяции о. Врангеля.

ОХРАНА ПОПУЛЯЦИИ

Многие популяции овцебыка в северных странах и регионах (Канада, Гренландия, Аляска) находятся под эффективной охраной. Созданы государственные заповедники и национальные парки. В частности, два крупных

арктических заповедника диких животных организованы в тех местах, где обитает мускусный бык — на о. Элсмир (Канада) и северо-востоке Аляски.

На Таймыре популяция овцебыка также находится под охраной. В бассейне р. Бикада в 1983–1993 гг. функционировал комплексный краевой заказник "Бикада" (площадь 870 тыс. га). Он охватывал горные и равнинные ландшафты, в частности долину Бикады и предгорья Бырранга, залив Ямунера и ряд крупных озер. Охране подлежали: овцебык и его пастбища, птичьи острова в заливе, колонии краснозобых казарок, места гнездования сапсана, районы линьки гусей, в том числе пискульки, участки древовидной ивы аляскинской в предгорьях, река Бикада как нерестовый и нагульный водоем ценных видов рыб. Охрану осуществляли биологи НИИСХ Крайнего Севера.

С 1994 г. район бывшего заказника стал участком заповедника "Таймырский". В этом большая заслуга директора заповедника Ю.М. Карбаинова. Организация и функционирование заповедного участка со строгим режимом охраны послужат гарантией благополучия популяции овцебыка в центре ее ареала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из северных стран мира Россия позже всех приступила к расселению арктического копытного вида — овцебыка (Ovibos moschatus). Зоогеографическая значимость этого эксперимента заключается в том, что новый вид появился на Севере Сибири в пределах азиатского материка. На современном этапе мускусный бык обитает на европейском (Норвегия, Швеция), североамериканском (Канада, Аляска), азиатском континенте (Таймыр, Якутия, о. Врангеля, Полярный Урал) и в Гренландии, т.е. он распространен теперь почти циркумполярно. Это важнейшее достижение зоологической науки XX в. Как редкий вид в недалеком прошлом (начало нынешнего века), овцебыки за относительно короткий период почти восстановили свой былой ареал. В середине 90-х годов в мире обитало 19–20 аборигенных и 11 интродуцированных популяций численностью около 170–180 тыс. особей. Динамично увеличивают численность почти все популяции.

Сформированная на полуострове Таймыр в 1970–1990 гг. популяция овцебыка является одной из крупных интродуцированных популяций вида. За 20-летний период существования она прошла несколько фаз акклиматизационного процесса, приведшего к возникновению жизнестойкой и динамичной популяции. Она устойчива к среде, не подвержена эпизоотическим заболеваниям, не ограничена в пространстве. Ей присущи своя социально-демографическая структура и свой тип динамики численности. В процессе расселения она заняла три подзоны тундр на Восточном Таймыре, продолжает расширять ареал и наращивать численность. Новые поколения высокоадаптированных к среде обитания животных улучшили и обогатили генофонд популяции.

Экологическая особенность пространственного размещения таймырской популяции — это возникновение субпопуляций в разных подзонах тундр в пределах 73–76° с.ш. Основное количество стад сосредоточено в центральной субпопуляции, обитающей в бассейне и долине р. Бикада (74–75° с.ш.). Долина Бикады стала местом интродукции и центром ареала популяции. Отсюда идет эмиграция животных в соседние районы тундр. К середине 90-х годов плотность населения в долине летом составляла 2,39–2,72 особи на 1000 га. Она постоянно нивелируется за счет откочевки стад. К концу лета 1993 г. ареал популяции достиг 7 млн га. Холостые самцы освоили почти всю тундровую зону Восточного и Центрального Таймыра, отдельные особи появились на Западном Таймыре. Они откочевали из района Бикады на сотни километров: на севере вышли к побережью Ледовитого океана, на юге — достигли полосы редколесий.

Стада по структуре оптимальны. В них во все сезоны года преобладают взрослые самки и молодые особи. В весенне-летний период во время нагула в стадах резко снижается количество взрослых и молодых самцов, к началу

гона оно вновь возрастает. Величина стад зависит от протекания годового жизненного цикла зверей, в целом они довольно крупные — в пределах 17–25 особей. В период гона образуются гаремы, возглавляемые мощными и активными самцами-доминантами. Во все сезоны года в стадах существует строгая иерархия, основанная на доминировании и подчинении. Овцебыки обладают богатым и гибким поведением: социальным, пищевым, сексуальным, материнским. Им свойствен большой набор оборонительных реакций. Они обладают хорошей памятью, зачатками рассудочной деятельности.

Для многих популяций овцебыка, обитающих на разных континентах, характерны резкие изменения биологической продуктивности в связи с кратковременными флуктуациями климата Арктики и Субарктики. Это приводит или к срыву, или вспышке процесса размножения зверей. Подобная ситуация произошла на Таймыре в сезоны 1989/90 и 1990/91 гг. За весь 17-летний период размножения, кроме 1990 г., величина приплода была выше 20%. Это довольно высокий показатель для интродуцированной популяции овцебыка. За 1975–1995 гг. поголовье увеличилось в 33 раза, с 30 до 1250 особей. Популяция имеет большие потенциальные возможности для дальнейшего динамичного роста и естественного расселения. По прогнозному расчету на компьютерной модели, к 2000 г. поголовье возрастет до 3–3,5 тыс., к 2005 г. — до 7–8 тысяч особей. Расчеты по кормовой емкости зимних пастбищ дают довольно близкие цифры — 7200–7700 особей. По перспективному прогнозу на модели, популяция будет наращивать численность и в последующие десятилетия. Интенсивное освоение стадами овцебыков тундр Центрального Таймыра может начаться в первом пятилетии XXI в., когда численность животных приблизится к оптимальной емкости пастбищ на Восточном Таймыре. Для быстрейшего заселения арктической полосы Западного Таймыра экологически целесообразно создать в этой части дополнительный очаг расселения овцебыка. В отдаленной перспективе на всем Таймыре может возникнуть единая многотысячная популяция уникального копытного вида. Она сыграет важное значение в социально-экономической жизни исконных жителей Таймырского автономного округа.

Популяция овцебыка на Восточном Таймыре стала основной базой по отлову и расселению нового вида в другие тундровые районы Сибири. В 1996–1997 гг. интродукция животных осуществлена в арктической зоне Республики Саха (Якутия) и на Полярном Урале.

На полуострове Таймыр овцебык стал неотъемлемой частью местной фауны. Он благополучно вписался в тундровые биоценозы. Каких-либо отклонений или нарушений в их функционировании не отмечено. Овцебык не испытывает пищевой конкуренции со стороны дикого северного оленя, заметного пресса хищников. Он не эксплуатируется, охраняется. Создание его жизнеспособной популяции на Таймыре свидетельствует о том, что в деле акклиматизации и расселения этого вида достигнуты впечатляющие результаты. На практике подтверждена достоверность существующей теории акклиматизации новых видов диких животных и ее право на развитие. Заселение пригодной части тундровой зоны России овцебыком — вопрос времени, научного и организационного подхода.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. — Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. — 188 с.

Арсентьева Н.Ф. Саркоцистоз у овцебыков // Диагностика, профилактика и терапия болезней животных на Крайнем Севере. — Новосибирск, 1983. — С. 88–89.

Аршавский И.А. Биология периода новорожденности у млекопитающих // Биологические основы периода новорожденности. — М.: Наука, 1968. — С. 7–22.

Баскин Л.М. Северный олень: экология и поведение. — М.: Наука, 1970. — 149 с.

Баскин Л.М. Поведение копытных млекопитающих. — М.: Наука, 1976. — 295 с.

Баскин Л.М. Экология и поведение зубра // Зубр. — М.: Наука, 1979. — С. 442–470.

Боржонов Б.Б. Волк // Охотничье хозяйство Енисейского Севера. — Красноярск, 1977. — С. 64–68.

Бутурлин С. Освоение (акклиматизация) чужеземных зверей // Охотник. — 1929. — № 2. — С. 9–10.

Васильевская В.Д. Почвообразование в тундрах Средней Сибири. — М.: Наука, 1980. — 235 с.

Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. — М.: Наука, 1973. — 256 с.

Верещагин Н.К. Овцебык на севере Сибири // Природа. — 1959а. — № 8. — С. 105–106.

Верещагин Н.К. Остатки млекопитающих эпохи мамонта на полуострове Таймыр // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1959б. — Вып. 64 (5).—С. 15–16.

Верещагин Н.К. Видовой состав и ареалы копытных четвертичного периода // Копытные фауны СССР. — М.: Наука, 1975. — С. 7–9.

Верещагин Н.К. Гибель мамонтовой фауны в плейстоцене // Природа. — 1977. — № 9. — С. 90–95.

Верещагин Н.К. Почему вымерли мамонты? — Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. — 196 с.

Верещагин Н.К. Зоологические путешествия. — Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. — 200 с.

Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Вымирание млекопитающих Северной Евразии в четвертичном периоде // Млекопитающие Северной Евразии в четвертичном периоде. — Л., 1985. — С. 3–38.

Верховский Н. Мускусный бык // Охотник. — 1929. — № 5. — С. 14–15.

Гаврин А. Акклиматизация и реакклиматизация охотничьих животных в СССР // Охота и охотничье хоз-во. — 1975. — № 11. — С. 16–18.

Гавердовский М.Д. Опыт искусственного выращивания овцебыка в Московском зоопарке // Копытные фауны СССР: Тез. докл. — М.: Наука, 1980. — С. 234–235.

Гептнер В. Каковы же пути обогащения фауны? // Охота и охотничье хоз-во. — 1963. — № 2. — С. 21–26.

Дибнер В.Д. Заросли ивы мохнатой за 75-й параллелью // Изв. ВГО. — 1961. — Вып. 93. — С. 4.

Егоров О.В. Перспективы акклиматизации копытных в Якутии // Проблемы охраны природы Якутии. — 1963. — С. 93–106.

Жадринская Н.Г. Почвы и растительность // Таймыро-Североземельская область. — Л., 1970. — С. 265–300.

Забродин В.А., Якушкин Г.Д. Акклиматизация овцебыка на Таймыре // Сиб. вестн. с.-х науки. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние.— 1981. — № 3. — С. 69–74.

Иоганзен Б.Г. Научные основы акклиматизации животных // Акклиматизация животных в СССР. — Алма-Ата, 1963. — С. 9–13.

Казьмин В.Д. Динамика численности и пути кочевок овцебыков на о. Врангеля // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. X симпоз. — Магадан, 1983. — Ч. II. — С. 76–77.

Казьмин В.Д. Половозрастной состав и динамика численности овцебыков на острове Врангеля // Териология, орнитология и охрана природы: Тез. докл. XI симпоз. — Якутск, 1986. — С. 35.

Кашкаров Д.Н. Основы экологии животных. — Л., 1944. — 222 с.
Кацарский О.П. Размещение и численность овцебыков на Таймыре // Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. — Новосибирск, 1985. — Вып. 23. — С. 33–35.
Кацарский О.П. Взаимоотношения матери и новорожденного теленка овцебыков // Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. — Новосибирск, 1986. — Вып. 33. — С. 52–55.
Кацарский О.П. Экология овцебыка на полуострове Таймыр: Автореф. дис. канд. биол. наук. — М., 1987. — 22 с.
Кацарский О.П. Состояние популяции овцебыка на Таймыре // Млекопитающие и птицы севера Средней Сибири. — Новосибирск, 1989. — С. 74–78.
Кацарский О.П., Кокорев Я.И. Некоторые особенности поведения овцебыков в условиях изгородного содержания // Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. — Новосибирск, 1978. — Вып. 17. — С. 5–7.
Кацарский О.П., Ликонцев В.В. Волк и его хищничество в районе обитания овцебыков (Таймыр) // Научн.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. — Новосибирск, 1987. — Вып. 5. — С. 8–10.
Кацарский О.П., Никитин В.А., Матюшенков Н.В., Якушкин Г.Д. К зимней экологии овцебыков Таймыра // Обогащение фауны и разведение охотничьих животных: Материалы конф. — Киров, 1982. — С. 84.
Ковалев Д.Н. Формирование социальной структуры популяции овцебыков острова Врангеля // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных: Тез. сообщ. — М., 1989. — Ч. 2. — С. 278–280.
Ковалев Д.Н. Социально-демографическая структура искусственной популяции овцебыков (Ovibos moschatus) острова Врангеля // Зоол. журнал. — 1990а.— № 69, вып. 11. — С. 120–131.
Ковалев Д.Н. Формирование демографической структуры популяции овцебыков острова Врангеля // V съезд териол. об-ва АН СССР. — М., 1990б. — Ч. 2. — С. 161–162.
Колосов А. Обогащение фауны СССР // Охота и охотничье хоз-во.— 1976. — № 16–18.
Колосов А.М. Охрана животных России.— М.: Сов. Россия.— 1989. — 212 с.
Корытин С.А. Запахи в жизни зверей.— М.: Знание, 1978. — 127 с.
Кузьмина И.Е. О происхождении и истории териофауны сибирской Арктики // Фауна и флора антропогена северо-востока Сибири. — Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. — С. 18–55.
Коржуев П.А. Физиолого-биохимические аспекты новорожденности // Биологические основы периода новорожденности. — М.: Наука, 1968. — С. 23–27.
Лайшев А.Х. Артерии тазовой конечности овцебыка // Экология и хозяйственное использование наземной фауны Енисейского Севера. — Новосибирск, 1981. — С. 93–97.
Лайшев А.Х. Артерии грудной конечности овцебыка // Экология и рациональное использование наземных позвоночных севера Средней Сибири. — Новосибирск, 1983. — С. 72–78.
Лент П. Овцебык на Аляске // Охота и охотничье хоз-во.— 1970. — № 4. — С. 43.
Линг Х.И. Структура популяций лесных копытных // Копытные фауны СССР. — М.: Наука, 1975. — С. 12–14.
Литовченко Г.Р., Воробьев П.А. Овцеводство. — М.: Колос, 1982. — 270 с.
Мак-Кланг Р. Овцебык // Исчезающие животные Америки. — М., 1974.
Майр Э. Человек как биологический вид // Природа.— 1974. — № 2. — С. 36–43.
Макеев В.М. Рельеф // Таймыро-Североземельская область. — Л.: Гидрометеоиздат, 1970. — С. 139–184.
Малыгин Ю.А., Кацарский О.П. Поведение овцебыков в условиях изгородного содержания // Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. — Новосибирск, 1978. — Вып. 15. — С. 23–26.
Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. — М.: Наука, 1980. — 220 с.

Матвеева Н.В. Принципы классификации растительности тундровой зоны (на примере Таймыра) // Сообщества Крайнего Севера и человек. — М.: Наука, 1985. — С. 56–78.

Михайлов В.В. Имитационная модель таймырской популяции дикого северного оленя // Биоценозы таймырской тундры. — Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. — С. 225–233.

Насимович А.А. О мускусном быке // Сов. Север. — 1933. — № 2. — С. 80–82.

Насимович А.А. Некоторые вопросы и итоги акклиматизации наземных животных // Зоол. журн. — 1961. — № 40, вып. 7. — С. 957–969.

Насимович А.А. Теоретические основы акклиматизации наземных позвоночных млекопитающих // Акклиматизация животных в СССР. — Алма-Ата, 1963. — С. 24–27.

Насимович А.А. Акклиматизация как метод направленного изменения населения животных // Изв. АН СССР. Сер. географ. — 1965. — № 2. — С. 39–48.

Насимович А.А. Акклиматизация, население животных и зоогеография // Исследования по фауне Советского Союза.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. — С. 34–50.

Некипелов Н.В. Об адаптивном значении размеров млекопитающих // I конгрес по млекопитающим. — М., 1974. — Ч. II. — С. 68–69.

Николаев А.И. Товароведение шерсти.— М.: Центросоюз, 1962. — 283 с.

Новиков Г.А. Основы общей экологии и охраны природы. — Л.,1979. — 350 с.

Овцебык в СССР: уникальный эксперимент продолжается / С. Алабугин, О. Кацарский, В. Никитин, В. Черноус, Г. Якушкин // Охота и охотничье хоз-во. — 1984. — № 8. — С. 4–6.

Одум Ю. Основы экологии. — М., 1975. — 740 с.

Орлов М.В. Почвенный покров северо-восточного побережья оз. Таймыр // Биологические проблемы Севера: Тр. X Всесоюз. симпоз. Магадан, 1983. — Ч. I. — С. 263–264.

Павлов М.П. Состояние и перспективы акклиматизации охотничьих животных в СССР // Акклиматизация охотничьих животных в СССР. — Минск: Ураджай, 1978. — С. 3–15.

Паничев А.М. Литофагия и геология // Природа. — 1985. — № 9. — С. 34–39.

Петровский В.В. Список сосудистых растений острова Врангеля // Бот.журн. — 1973. — Т. 58, № 1. — С. 113–126.

Петровский В.В., Юрцев Б.А. Значение флоры о. Врангеля для реконструкции ландшафтов шельфовых территорий // Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. — Л.: Гидрометиоиздат, 1970. — С. 509–515.

Поспелова Е.Б. Пастбища овцебыков в бассейне р.Бикада и их продуктивность // Млекопитающие и птицы севера Средней Сибири. — Новосибирск, 1989. — С. 79–87.

Поспелова Е.Б., Орлов М.В. Запас и структура фитомассы пятнистых тундр восточного побережья озера Таймыр // Экология. — 1984. — № 1. — С. 14–21.

Поспелова Е.Б., Орлов М.В. Фитомасса растительных сообществ центральной части Восточного Таймыра и особенности ее пространственного размещения // Экология. — 1987. — № 5. — С. 28–37.

Прасолов В.С. Вернуть овцебыка в Евразию // Природа.— 1973. — № 9. — С. 98–101.

Прик З.М. Климат. Советская Арктика. (Моря и острова Северного Ледовитого океана). — М., 1970.

Рапота В.В. Пастбищные сезоны и обеспечение овцебыков естественными кормами в условиях изгородного выпаса на Таймыре // Проблемы охраны и хозяйственного использования ресурсов диких животных Енисейского Севера. — Новосибирск, 1979. — С. 82–96.

Рапота В.В. Сосудистые растения района р.Бикада (Восточный Таймыр) и их кормовое значение для овцебыков // Экология и хозяйственное использование наземной фауны Енисейского Севера. — Новосибирск, 1981. — С. 73–93.

Рапота В.В. Зимние пастбища овцебыков на Восточном Таймыре //Оленьи пастбища и их рациональное использование // Научн.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. — Новосибирск, 1983. — № 15. — С. 34–49.

Рапота В.В., Кожевников Ю.П. К флоре юго-восточной части гор Бырранга (Таймыр) // Бот. журн. — 1981. — Вып. 66, № 4. — С. 549–555.

Раушенбах Ю.О. Экогенез домашних животных. — М.: Наука, 1985. — 197 с.

Рудковский А.И. Эндопаразиты овцебыков на Таймыре // Ветеринария.— 1991. — № 5. — С. 41–44.

Слоним Н.Д. Среда и поведение. — Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. — 210 с.

Соколов И.И. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1953. — Т. XIV. — С. 1–215.

Соколов В.Е. Кожный покров млекопитающих. — М.: Наука, 1973. — 487 с.

Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. — М.: Высш. шк., 1979. — 528 с.

Соколов В.Е., Сумина Е.Б. Морфология волосяного покрова Юрибейского мамонта // Юрибейский мамонт. — М.: Наука, 1982. — С. 90–103.

Соломаха А.И., Якушкин Г.Д. Результаты первого этапа акклиматизации овцебыка в материковых тундрах // Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Крайнего Севера. — М.: Колос, 1983. — С. 250–258.

Суровцева З.Ф. Особенности физиологии новорожденных в связи с гипоксическим и гипероксическим состоянием матери во время беременности // Биологические основы периода новорожденности. — М.: Наука, 1968. — С. 194–200.

Темброк Г. Коммуникация у млекопитающих // Успехи современной териологии. — М.: Наука, 1977. — С. 255–278.

Тил Дж. Дж. Скитальцы канадской тундры // Полярный круг. — М.: Мысль, 1978. — С. 78–84.

Тихомиров Б.А. Изучение тундровых биоценозов // Программа и методы биогеоценологических исследований. — М., 1966.

Толмачев А.И. Флора центральной части Восточного Таймыра // Тр. Поляр. комис. АН СССР. — Л., 1932, 1935. — Ч. I–III, вып.8, 13, 25. — 277 с.

Томирдиаро С.В. Изменения физико-географической обстановки на равнинах северо-восточной Азии на границе плейстоцен — голоцен как основная причина вымирания териофауны мамонтового комплекса // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1977. — Т. 73. — С. 64–72.

Тугаринов А.Я. О происхождении арктической фауны // Природа. — 1929. — Т. 7–8. — С. 635–680.

Тугаринов А.Я. Опыт истории арктической фауны Евразии // Тр. II конф. Ассоциации изучения четвертич. периода. — 1934. — Вып. 5. — С. 55–65.

Успенский С. Овцебыков — в Советскую Арктику // Охота и охотничье хоз-во. — 1966. — № 8. — С. 17–19.

Успенский С. Овцебык — новосел Таймыра // Там же. — 1975а.— № 2. — С. 4–5.

Успенский С. Овцебык в Советской Арктике // Там же. — 1975б.— № 10. — С. 22–23.

Успенский С.М. Овцебык в СССР // Природа. — 1976.— № 1. — С. 58–63.

Успенский С.М. Белый медведь. — М., 1977.

Успенский С. История завоза и выпуска овцебыков в СССР // Охота и охотничье хоз-во. — 1982. — № 7. — С. 29.

Успенский С.М., Чернявский Ф.Б. Овцебык и перспективы его акклиматизации // Охотничье-промысловые звери. — М., 1965. — Вып. 1. — С. 161–171.

Федосенко А.К. Поведение маралов (Cervis elaphus sibiricus Sev.) во время гона в Джунгарском Алатау // Поведение млекопитающих.— М.: Наука, 1977. — С. 124–134.

Фрейхен П., Соломонсен Ф. Когда уходят льды. — М.: Географ. лит., 1963. — 496 с. (Пер. с англ).

Чернов Ю.И. Среда и сообщества тундровой зоны // Сообщества Крайнего Севера и человек. — М.: Наука, 1985. — С. 8–22.

Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. — Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. — С. 166–200.

Чернявский Ф.Б., Вовченко В.Е., Домнич В.И. Акклиматизация овцебыков на острове Врангеля // Копытные фауны СССР: Тез. докл. — М.: Наука, 1980. — С. 273–274.

Чернявский Ф.Б., Вовченко В.Е., Домнич В.И. Об акклиматизации овцебыков (Ovibos moschatus Zimmerman, 1780) // Экология млекопитающих и птиц острова Врангеля. — Владивосток, 1981. — С. 123–136.

Чернявский Ф.Б., Домнич В.И., Вовченко В.Е. Первые результаты акклиматизации овцебыков на острове Врангеля // Биологические проблемы Севера: Материалы VII симпоз. Зоология. — Петрозаводск, 1976. — С. 327–329.

Чесноков Н.И. Дикие животные меняют адреса. — М.: Мысль, 1989. — 220 с.

Шапошников Л.В.Акклиматизация и формообразование у млекопитающих // Зоол. журн. — 1958. — № 37, вып. 9. — С. 1281–1290.

Шапошников Л.В. Акклиматизация пушных зверей в связи с вопросом сохранения и обогащения фауны СССР // Охрана природы и заповедное дело. — 1960. — Бюл. 4. — С. 37–51.

Шер А.В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего северо-востока СССР и Северной Америки. — М.: Наука, 1971. — 310 с.

Шер А.В. Млекопитающие и Берингийская суша в позднем кайнозое: Дискуссионные вопросы и пути их решения // Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое: Тез. докл. — Хабаровск, 1973. — С. 53–59.

Шер А.В. Роль Берингийской суши в формировании фауны млекопитающих Голарктики в позднем кайнозое // Берингия в кайнозое / ДВНЦ АН СССР. — Владивосток, 1976. — С. 227–241.

Шварц С.С. Некоторые вопросы теории акклиматизации наземных позвоночных животных // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале. — Свердловск, 1959. — С. 3–22.

Шварц С.С. Эколого-физиологические основы процесса акклиматизации // Акклиматизация животных в СССР. — Алма-Ата, 1963. — С. 33–34.

Шварц С.С. Популяционная структура вида // Зоол. журн. — 1967. — Т. 64, вып. 10.

Шварц С.С. Эволюционная экология животных. — Свердловск, 1969а. — 198 с.

Шварц С.С. Популяционная структура и биологическая продуктивность вида (к теории промыслового хозяйства) // Производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. — Киров, 1969б. — Ч. I. — С. 179–181.

Шварц С.С. Акклиматизация животных // БСЭ. — 3-е изд.— 1970. — Т. 1. — С. 333–334.

Шварц С.С. Внутривидовая изменчивость и видообразование. Эволюционный и генетический апекты проблемы // Успехи современной териологии. — М.: Наука, 1977. — С. 279–290.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 277 с.

Шилов И.А. Физиологическая экология животных. — М.: Высш. шк., 1985. — 328 с.

Щелкунова Р.П. Сосудистые растения в районе переселения овцебыков (восточные окрестности озера Таймыр) // Науч.-техн. бюл. НИИСХ Крайнего Севера.— 1975. — № 9. — С. 3–7.

Щелкунова Р.П. Особенности зонального распространения кормовой фитомассы на Таймыре // Науч.-техн. бюл. НИИСХ Крайнего Севера. — Норильск, 1976. — № 11. — С. 10–15.

Юргенсон П.Б. Биологические основы охотничьего хозяйства в лесах. — М.: Лесн. пром-сть, 1973. — 172 с.

Якушкин Г.Д. Овцебык — новый акклиматизируемый вид в СССР // Копытные фауны СССР. — М.: Наука, 1975. — С. 147–149.

Якушкин Г.Д. Овцебык на Таймыре // Охота и охотничье хоз-во.— 1978. — № 9. — С. 16–19.

Якушкин Г.Д. Сравнительная экологическая характеристика районов отлова (Канада, Аляска) и выпуск овцебыков (СССР) // Проблемы охраны и хозяйственного использования ресурсов диких животных Енисейского Севера. — Новосибирк, 1979. — С. 63–81.

Якушкин Г.Д. Суточная и сезонная активность овцебыков // Экология и хозяйственное использование наземной фауны Енисейского Севера. — Новосибирск, 1981. — С. 57–72.

Якушкин Г. Рожденные в таймырских тундрах // Охота и охотничье хоз-во.— 1982. — № 9. — С. 20–21.

Якушкин Г.Д. Оборонительное поведение овцебыков Таймыра // Прикладная этология. — М.: Наука, 1983а. — С. 56–58.

Якушкин Г.Д. Репродуктивный цикл овцебыков на полуострове Таймыр // Экология и рациональное использование наземных позвоночных севера Средней Сибири. — Новосибирск, 1983б. — С. 56–71.

Якушкин Г.Д. Гнездование птиц на островах в устье Бикады // Птицы Таймыра: Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние.— 1983в. — № 7. — С. 23–29.

Якушкин Г. Весна в жизни овцебыков // Охота и охотничье хоз-во.— 1987. — № 7. — С. 7–9.

Якушкин Г.Д. Демографические параметры популяции овцебыка на полуострове Таймыр // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных: Тез. сообщ. — М., 1989, — Ч. 2. — С. 292–294.

Якушкин Г.Д. Овцебыки на реке Бикада // Полярный круг. — М.: Мысль, 1991. — С. 166–184.

Якушкин Г. Овцебык на Таймыре // Охота и охотничье хоз-во.— 1992. — № 5–6. — С. 20–23.

Якушкин Г. 20 лет и 1000 овцебыков: историческое событие свершилось // Охота и охотничье хоз-во.— 1996. — № 3. — С. 16–20.

Якушкин Г.Д., Олькова В.В. Морфология и линька волосяного покрова мускусных овцебыков (Ovibos moschatus) // Сиб. вестн. с.-х. науки. — 1988. — № 1. — С. 60–67.

Якушкин Г.Д., Орлов М.В. Естественные солонцы овцебыков в долине реки Бикада Восточного Таймыра // Научн.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние.— 1986. — № 33. — С. 48–51.

Якушкин Г.Д., Боржонов Б.Б., Зырянов В.А., Куксов В.А. Необычный год на Таймыре // Охота и охотничье хоз-во.— 1969. — № 6. — С. 14–18.

Якушкин Г.Д., Кацарский О.П., Черноус В.Ф. Продуктивность популяции овцебыка на полуострове Таймыр // IV съезд Всесоюз. териолог. о-ва: Тез. докл. — М., 1986. — Т. II. — С. 263.

Якушкин Г.Д., Матюшенков Н.В., Никитин В.А. Снежный покров и использование пастбищ овцебыками // Копытные фауны СССР. — М.: Наука,1980. — С. 275–277.

Aastrup P. and Thing H. Mandible length in relation ta sex and age in a population of muskoxen in Jameson Land, East Greenland // Second. International Muskox Symposium. Saskatoon, Canada, 1-4 Oct.1987,— № P19: 31. Abstracts.

Adamczewski J., Gunn A., Laarveld B. and Flood P.F. Seasonal changes in weight, condition and nutrition of free-ranging and captive muskox females // Rangifer, 1992. № 12 (3): 179-183.

Alendal E. Drektighetsperiode has moskuste // "Fauna" 1971. № 24: 101-103. (Oslo).

Alendal E. Muskoxens historia i Sverige // "Fauna och flora" (Sver.) 1974. № 2: 41–46.

Alendal E. The muskox population (Ovibos moschatus) in Svalbard // "Arb. Norsk Polarinst" 1974. Oslo, 1976. 159-174.

Alendal E. Tolv moskusfe drept av lyn pa Dovrefjell // "Fauna" (Norge). 1980. 33, № 2: 49-51.

Alendal E. Status of muskoxen in Norway with Svalbard // First International Muskox Symposium. Fairbanks, Alaska, May 22-25. 1983a: 43. Abstracts.

Alendal E. Are lone muskox bulls outcasts? // First International Muskox Symposium. Fairbanks, Alaska, May 22-25. 1983b: 53. Abstracts.

Alendal E. Muskoxen in captivity in Europe and Asia, April 1983 // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report. No. 4, 1984: 9-11.

Alendal E. and Helle O. Helminth parasites of muskoxen Ovibos moschatus in Norway incl. Spitsbergen and Sweden, with a synopsis of parasites reported from this host // Fauna norw. Ser. A4. 1984: 41-52. Oslo.

Andersen S. and Poulsen H. Two musk-oxen (Ovibos moschatus Zimm.) in captivity // Zool. Garten N.F., 1958. 24: 12-23.

Barr W. Back from the Brink: The Road to Muskox Conservation in the Northwest Territories // The Arctic Institute of North America, Canada. 1991, 127.

Bigalke R.C. Criteria and their application in the reintroduction of large mammals // "Arcta zool. fenn". 1985, N 172: 165-168.

Blake J.E., McLean B.D., Gunn A. Yersiniosis in free-ranging muskoxen on Banks Island, N.W.T., Canada // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: A58.

Blake J., Rowell J. and Schwantie H. Contagious ecthyma in a captive herd of muskoxen // Second International Muskox Symposium, Saskatoon, Canada, 1-4 Oct. 1987: P6. Abstracts.

Blix A.S., Grav H.J., Markussen K.A., White R.G. Modes of thermal protection in newborn muskoxen (Ovibos moshatus) // "Acta physiol. scand.", 1984a,122, N 4: 433-453.

Blix A.S., Grav H.J., Markussen K.A. and White R.G. Modes of thermal protection on in newborn muskoxen // Proceedings First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984b: 207.

Chaplin R.K. and Stevens C.S. Growth rates of captive Banks Island muskoxen // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Resoarch Council of Canada,1989: A54-A55.

Claus P. Tiergartnerische Beobachtungen bei der Haltung und Zucht von Moschusochsen (Ovibos moschatus) im Tierpark Berlin // "Zool. Gart"., 1981, 51, N 5-6: 289-322.

Clausen B., Hansen H.B., Hjort P. and Sørensen P.L. Translocation of muskoxen on a commercial basis // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: A49-A50.

Chernyavskyii F.B. Results and perspectives of the muskox (Ovibos moschatus) introduction in Northeastern Asia // 2nd International Arctic Ungulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No. 93P: 36-37. Abstracts.

Couturier S. Status and manaqement of introduced muskoxen in Quebec // 2nd International Arctic Ungulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No.95P: 37. Abstracts.

Desaulniers D.M., King W.A., Rowell J.E. and Flood P.F. The banded chromosomes of the muskox (Ovibos moschatus) // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: 1155-1158.

Dinneford W.B. and Anderson D.A. Fetal twinning rates, pregnancy rates, and fetal sex ratios in two Alaskan muskox populations // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol.Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4,1984: 64-66.

Ferns P. Wot pizmowy-gingce zwierzg Arktyki i jego Ochrona // "Ochrona przyrody", 1964: 7-22.

Ferns P.N. Muskox abudance in the sounthern part of the range in East Greenland // "Arctic", 1977, 30, N1: 52-60.

Fleischman C.L. Genetic Variation in Muskoxen (Ovibos moschatus)// MSc. thesis, University of Alaska, Fairbanks, 1986, 77 pp.

Flood P.F. The ecophysiology of the muskox: an introdutory review// The First Arctic Ungulate Conference, Nuuk, Greenland, 3-8 September, 1991:IIO1.

Flood P.F., Abrams S.R., Muir G.D. and Rowell J.E. The odour of the muskox: a preliminary investigation // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Recearch Council of Canada, 1989b: A51.

Flood P.F., Stalker M.J. and Rowell J.E. The hair follicle density and seasonal shedding cycle of the muskox (Ovibos moschatus) // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989a: 1143-1147.

Fraser P., McLean B.D. and Nagy J. Reproductive status of female muskoxen harvested on Banks Island, N.W.T., 1982-1991 // Rangifer, 1992, 12(3): 159-160.

Gessain R.C. Muskox chromosomes and evolution // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 135.

Glover G.J. and Haigh J.C. Clinical program: Western College of Veterinay Medicine muskox project // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 173-175.

Grauvogel C.A. Muskoxen of northwestern Alaska: Transplant succes, dispersal, and current status // Proceedings the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 57-62.

Gray D.R. The Killing of a Bull Muskox by a Single Wolf // "Arctic", 1970, v.23, No.3: 197-199.

Gray D.R. Social organization and behaviour of muskoxen (Ovibos moschatus) on Bathurst Island, N.W.T. Unpublished ph. D.Thesis. University of Alberta. 1973, 212 pp.

Gray D.R. Interactions between wolves and muskoxen on Bathurst Island, N.W.T.,Canada // "Acta zool. fenn.",1983,No.174: 255-257.

Gray D.R. Dominance fighting in muskoxen of different social status // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 118-122.

Gray D.R. The Muskoxen of Polar Bear Pass // National Museum of National Sciences and Fitzhenry and Whiteside. Canada, 1988, 191 pp.

Gray D.R. Muskox Biology // International studbook for Muskox (Ovibos moschatus), Copenhagen Zoo, 1990: 23-48.

Gray D.R., Flood P.E. and Rowell J.E. The structure and function of muskox preorbital glands // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Sascatoon. National Research Council of Canada, 1989: 1134-1142.

Gloves P. Muskoxen have little intraspecific variation as indicated by mitochondrial DNA sequences // 2nd International Arctic Ungulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No.119L: 46-47. Abstracts.

Gunn A. Status of the Muskox Populations in Canada // International studbook for Muskox (Ovibos moschatus), Copenhagen Zoo, 1990: 49-72.

Gunn A., Nagy J. and Nishi J. Muskox and caribou numbers and distribution from 1992 to 1995 in Canada's Northwest Territories // 2nd International Arctic Ungulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No.97P: 38. Abstracts.

Gunn A., Shank C. and Caughley G. Report of the workshop on management options for rapidly expanding muskox populations using Banks Island as an example // Proceeding of the Second International Muskox Symposium, Sascatoon. National Research Council of Canada, 1989: A37-A38.

Harington G.R. History, distribution and ecology of the muskoxen// Unpublished M. Sc. thesis, Mc. Hill University, Montreal, 1961, 489 pp.

Harington C.R. Pleistocene mammals of the Yukon Territory // Ph.D.thesis, University of Alberta, Edmonton, 1977.

Harington C.R. Radiocarbon dates on some Quaternary mammals and artifacts from northern North America // "Arctic", 1980, 33: 815-832.

Harington G.R. Soergelia: an indicator of holarctic middle Pleistocene deposits? // Proceeding of the Second International Muskox Symposium, Sascatoon. National Research Council of Canada, 1989: A1-A9.

Hartley H.T. The return of the vanishing musk oxen // "Audubon Mag.", 1956, No.6: 262-265; 1957, No.1: 26-29.

Heck H., Wurster D. and Benirschke K. Chromosome studies of members of the subfamilies Caprinae and Bovinae, family Bovidae, the miskox, ibex aoudad, congo buffalo and gaur // Säuqetierk. Mitt. 1968, 33: 172-179.

Henrichsen P. and Dieterich R.A. Dental lesions in muskoxen from natural, introduced and captive populations // Proceeding of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Spesial Report No.4, 1984: 183-185.

Henrichsen P., Grue H. Aqe criteria in the Muskox (Ovibos moschatus) from Greenland // Danish Review of Game Biology, 1980, 11, N4: 1-18.

Holleman D.F., White R.G., Frisby K., Jourdan M., Henrichsen P. and Tallas P.G. Food passage rates in captive muskoxen as measured with non-absorbed radiolabeled markes // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 188-192.

Hone E. The present status of the muskox in arctic North America and Greenland // Amer. Committee Int. Wildl. Protection Spec. Publ., 1934, No.5, 87 pp.

Hubert B. Estimated productivity of Muskox (Ovibos moschatus) on Norhteastern Devon Island, N.W.T. // A Thesis. Departament of Zoology, Winnipeg, Manitoba, 1974, 118 pp.

Ihl C. and Klein D.R. Interactions between muskoxen and reindeer on the Seward Peninsula (Western Alaska) // 2nd International Arctic Ungulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No.57P: 23. Abstracts.

Jia-Yan Wu. The systematics and distribution of the takin // Proceedings of the Second International Muskox Symposinm, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: A10-A13.

Jingfors K.T. Habitut relationships and activity paterus of a reintroduced Alaskan muskox population // M.S.Thesis, Univ. Alaska, Fairbansks, 1980, 116 pp.

Jingfors K.T. Seasonal activity budgets and movements a reintroduce Alaskan muskoxen herd // J.Wildl.Manage, 1982, 46: 344-350.

Jingfors K. Observations of cow-calf behavior in free-ranqing muskoxen // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks.Biol.Pap.Univ.Alaska, Special Report No.4, 1984: 105-109.

Jingfors K.T. and Klein D.R. Productivity in recently established muskox populations in Alaska // J.Wildl. Manaqe, 1982, 46: 1092-1096.

Kevan P.G. Peary caribou and muskoxen on Banks Island // Arctic, 1974, 27: 256-264.

Klein D.R. Latitudinal variation in foraqing strategies // Grazing Research at Northern Latitudes. Plenum Press, New York, 1986: 237–246.

Klein D.R. The establishment of muskox populations by translocation // Translocation of wild animals. Wiskonsin Humane Society and Coesar Kleberg Wildlife Research Institute, 1988: 298-313.

Klein D.R. Ecoloqical constraints on ungulates in the high Arctic// 2nd International Arctic Ungulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No.44: 18-19.

Klein D.R. and Bay C. Foraqing dinamics of muskoxen in Peary Land, northern Greenland // Holarctic Ecology, 1990, 13: 260-280. Copenhagen.

Klein D.R. and Staaland H. Extinction of Svalbard muskoxen through competitive exlusion: An hypothesis // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 26-31.

Klein D.R. and Thing H. Chemical elements in mineral licks and associated muskoxen feces in Jameson Land, northeast Greenland // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: 1092-1095.

Klein D.R. Yakushkin G.D. and Pospelova E.B. Comparative habitat selection muskoxen introduced to northeastern Alaska and the Taimyr Peninsula, Russia // Rangifer, 1993, 13(1): 21-25.

Korsholm H. and Olesen C.R. Preliminary investigations on the parasite burden and distribution of endoparasite species of muskox (Ovibos moschatus) and caribou (Rangifer tarandus groenlandicus) in West Greenland // Rangifer, 1993, 13(4): 185-189.
Lassen P. Muskox distribution and population structure in Jameson Land, northeast Greenland, 1981-1983. // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Buol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 19-24.
Latour P.B. Observations on demography, reproduction, and morphology of muskoxen (Ovibos moschatus) on Banks Island, Northwest Territories. "Can.J.Zool.", 1987, 65, N2: 265-269.
Le Henaff D. and Crête M. Introduction of muskoxen in northern Quebec: the demographic explosion of a colonizing herbivore // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: 1102-1105.
Lent P.C. Muskox manaqement controversies in North America // Biological Conservation, 1971, 3(4): 255-263.
Lent P.C. Final Report. Ecological and Behavioral study of Nunivak Island // Muskox Population. Fairbanks, Alaska, 1974, 90 pp.
Lent P.C. Alaska's indeqenous muskoxen: A history // 2nd International Arctic Ungulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No.120L, p.47.
Lent P.C. and Davis W.J. Variables influencing survival in four generations of captive-born muskoxen // Rangifer, 1993, 13(3): 137-142.
Lønø K. Transplantation of the muskox in Europe and North America. Medd. Norsk. polarinst., 1960, N 84: 1-25.
Lundh N.G. Status of muskoxen in Sweden // Proceedinqs of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 7-8.
Maher W.I. and Holmes R.T. Observations of Musk Oxen on Banks Island Northwest Territories, Canada // "Arctic", 1963, 16, No.4: 275 — 276.
McDonald J.N. and Freeman L.E. Body size, proportions, and conformation of the tundra muskox // Procecdings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 128-134.
McDonald J.N. and Ray C.E. Bootherium bombifrons, the autochthonous low-horned muskox of Pleistocene North America // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: A64.
McLean B.D., Fraser P. and Blake J.E. Yersiniosis in muskoxen on Banks Island, N.W.T., 1987-1990. // Rangifer, 1993, 13(1): 65-66.
Miller F.L. Poor muskox calf representation on Prince Patrick and Eglinton Islands // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: A46.
Moody P.D. Seroloqical evidence on the relationships of the muskox // J. Mammal., 1958, 39: 554-559.
Neas J.F. and Hoffman R.S. Budorcas taxicolor // Mammalian Species, 1987, 277: 1-7.
Nelson M.E. Fossil muskoxen (Symbos and Ovibos) from central Soskatchewan // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: A62-A63.
Olesen C.R. Continuous 24-hour observations of cow-calf relationships in free-ranging muskoxen in the calving period // Second International Muskox Symposium. Saskatoon, Canada, 1-4 Oct. 1987, N P2: 15. Abstracts.
Olesen C.R. Rapid population increase in an introduced muskox population, West Greenland // Rangifer, 1993, 13(1): 27-32.
Olesen C.R.,Thing H. and Aastrup P. Growth of wild muskoxen under two nutritional regimes in Greenland // Rangifer, 1994, 14(1): 3-10.
Pasitschniak-Arts M., Flood P.F., Schmutz S.M., Tedesco S. and Seidel B. The phyloqenetic relationship of the muskox and takin based on high resolution, G-banded, Chromosome analysis (Expanded abstract) // Rangifer, 1992, 12 (3): 127-141.

Pavlov B.M., Kolpashchikov L.A. and Zyryanov V.A. Population dynamics of the Taimyr reindeer population // Rangifer, Special Issue No.9, 1996: 381-384.
Pharr J.W. and Rowell J.E. Determination of fetal qrowth in the muskox by transabdominal ultrasonography // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: A53-A54.
Reindl N.J., Buoen L.C. and Zhang T.Q. Twinning in muskox and the cytoqenetic investigation of a freemartin // Rangifer, 1993, 13(2): 79-82.
Reinhardt V. Rehavioral sex differences in muskox calves // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol.Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 110-117.
Reynolds P.E. Seasonal differences in the distribution and movements of muskoxen in Northeastern Alaska // The First Arctic Unqulate Conference, Nuuk, Greenland, 3-8 Sept. 1991, No.IIIO7. Abstracts.
Reynolds P.E. Dynamics of muskox groups in northeastern Alaska // Rangifer, 1993, 13(2): 83-89.
Reynolds P.E. and Ross D.E. Population status of muskoxen in the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 63.
Robus M.A. Summer food habits of muskoxen in northeastern Alaska // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 81-85.
Rowell J.E. Survey of reproductive tracts from female muskoxen harvested on Banks Island, N.W.T. // Proceedings of the Second International Muskox Symposium Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: A57.
Rowell J.E. The Muskox // International studbook for Muskox (Ovibos moschatus), Copenhagen Zoo, 1990: 2-22.
Rowell J.E. and Flood P.F. Plasma progesterone concentrations during the estrous cycle and pregnancy in muskoxen // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: A52-A53.
Rowell J., Betteridge K.J., Rendall C.B. and Fenwick J.C. Anatomy of the reproductive tract of the female muskox (Ovibos moschatus) // J.Reprod. Fert., 1987, 80: 431-444.
Russel L.S. Geological evidence on the extinction of some large terrestrial vertebrates // "Can. J. Earth Sci.", 1973, 10, N2: 140-145.
Simpson G.G. The principles of classification and a classification of mammals // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1945, 85: 1-350.
Skwara T. Fossil muskoxen (Symbos and Ovibos) from central Saskatchewan // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada,1989: A63-A64.
Sloan R.E., Jenness R., Kenyon A.L. and Regehr E.A. Comparative biochemical studies of milks. 1.Electrophoretic analysis of milk proteins // Comp. Biochem. Physiol., 1961, 4: 47-62.
Smith T.E. Reproductive behaviour and related social organization of the muskox on Nunivak Island. A thesis, Univ. of Alaska, Fairbanks, 1976, 138 pp.
Smith T.E. Status of muskoxen in Alaska // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol, Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984a: 15-18.
Smith T.E. Population status and management of muskoxen on Nunivak Island, Alaska // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984b: 52-56.
Smith T.E. Status and dispersal of on introduced muskox population on the Seward Peninsula // Federal Aid in Wildlife Restoration Final Report Job 16.1R. Alaska Departament of Fish and Game. 1987.
Smith T.E. The role of bulls in pioneering new habitats in an expanding muskox population on the Seward Peninsula, Alaska // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989a: 1096-1101.

Smith T.E. The status of muskoxen in Alaska // Proceedings of the Second Internation Muskox Symposium, Saskatoon National Research Council of Canada, 1989b: A23-A25.
Smits C., Reynolds P.C., Raillard M., et al. Return of muskoxen to Ivvavik National Park in Northwestern Canada // 2nd International Arctic Unqulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No.110P, p.43.
Spencer D.L., Lensink C.J. The muskox of Nunivak Island, Alaska // "J. Wildlife Manag.", 1970, 34, N1: 1-15.
Staaland H., Adamczewski J.Z. and Gunn A. A comparison of digestive tract morphology in muskoxen and caribou from Victoria Island, N.W.T., Canada // 2nd International Arctic Ungulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No.49L, p.19.
Solomakha A.I. and Yakushkin G.D. Results of the first stage in the acclimatization of muskoxen on mainland tundra // Polar Geography and Geology, 1985, 9, No.1: 1-8. England.
Solomonov N.G., Sleptsov M.K. and Tikhonov V.G. On the issue of muskox reacclimatization in Yakutia // 2nd International Arctic Ungulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No.70P, p.28.
Teal J.J. The muskox and northern agriculture. Polarboken, 1956: 164-177.
Teal J.J. Muskox in rut // Polar Notes; Occasional publication of the Stefansson Colletion, 1959, Nov., N 1: 65-71.
Teitz W.J. and Teal J.J. Chromosome number of the muskox (Ovibos moschatus) // Can. J. Zool., 1967, 45: 235-237.
Tener J.S. Muskoxen in Canada. Ottawa, 1965, 166 pp.
Tessaro S., Rowell J.E., Cawthorn R. and Latour P. Banks Island muskox harver 1982 // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 177-180.
Thing H. Food and habitat selection by muskoxen in Jameson Land, northeast Greenland: A preliminary report // Preceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 69-74.
Thing H. Parameters associated with behavior during lying periods in muskoxen // Second International muskox Symposium. Saskatoon, Canada, 1-4 Okt. 1987, N P4: 16. Abstracts.
Thing H. The Muskox // International studbook for Muskox (Ovibos moschatus), Copenhagen Zoo, 1990: 2-22.
Thing H., Henrichsen P. and Lassen P. Status of the muskox in Greenland // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 1-6.
Thing H., Klein D.R., Jingfors K. and Holt S. Ecology of muskoxen in Jameson Land, northeast Greenland // Holarctic ecology, 1987, 10: 95-103.
Urquhart D.R. Muskox: life history and currrent status of muskox in the N.W.T., (Canada), 1982, 37 pp.
Uspenski S.M. Muskoxen in the USSR, some results of and perspectives on their inroduction // Proceedings of the Fisrt International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap. Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 12-14.
Vibe C. The muskox in East Greenland // Mammalia,1958, N1:168-174.
Vibe C. The muskox in East Greenland // Mammalia,1965, V.22, N1: 168-174.
Vibe C. Arctic animals in relation to climatic fluctuations // Medd. Gronl., 1967, 170: 1-227.
Vibe C., Moos B., Solomonsen F. Gronland Fauna, 1982, 160 pp. Danish.
White R.G., Tiplady B.A. and Groves P. Qiviut production from muskoxen // Reprinted from Wildlife Production Systems : economic utilisation of wild unqulates. Cambridge University Press, 1989a, 21: 387-400.
White R.G., Holleman D.F. and Tiplady B.A. Seasonal body weight, body condition, and lactational trends in muskoxen // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989в: 1125-1133.

White R.G., Hauer W., Rowell J.E. and Blake J.E. Population struc ture and herd dinamics in captive muskoxen at the Larqe Animal Research Station, 1988-1994 // 2nd International Arctic Ungulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No.150P, p. 57.

Wilkinson P.F. The domestication of the Muskox // Polar Record, 1971, V.15, N98: 683-690.

Wilkinson P.F. The length and diameter of the coat fibres of the Muskox // J.Zool., 1975, 117, N3: 363-375.

Wilkinson P.F. and Shank C.C. The range relation-ships of muskoxen and caribou in the northern Banks Island in summer 1973: A stu dy in interspecies competition. Edmonton, Alberta, 1974, 3 vol., 749 pp.

Wilkinson P.F. Snank C.C.Rutting-light mortality among muskoxen on Banks Island, N.W.T., Kanada // Anim. Behav. 1976, 24: 756-758.

Wilkinson P.F., Shank C.C., Penner D.F. Muskox — caribou summer range relations on Banks Island, N.W.T. // J. Wildlife Manag., 1976, 40, N1: 151-162.

Yakushkin G.D. The results of the stage muskox acclimatuzation on the Taimyr, USSP // Proceedings of the First International Muskox Symposium, Fairbanks. Biol. Pap.Univ. Alaska, Special Report No.4, 1984: 32.

Yakushkin G.D., Barr W. The introduced muckoxen of Poluostrov Taymyr // Polar Record, 1988, 24 (151): 321-324. Great Britain.

Yakushkin G.D. The muskox population of the Taymyr Peniusula // Proceedings of the Second International Muskox Symposium, Saskatoon. National Research Council of Canada, 1989: A14–A15.

Yakushkin G.D. The present and the future sfatus of the Ovibos moschatus population in Taimyr // 2nd International Arctic Unqulate Conference. University of Alaska, Fairbanks, 1995, No. 89L, p.35.

СОДЕРЖАНИЕ

Contents

Introduc

Chapter

Chapter

Chapte

Chapt

Chapt

Char

Григорий Дмитриевич Якушкин

ОВЦЕБЫКИ НА ТАЙМЫРЕ

Редактор *Т.К. Коробкова*
Технический редактор *Р.И. Останина*
Художественный редактор *К.Е. Афанасьев*
Компьютерная верстка *К.Е. Афанасьева*

Подписано в печать 10.09.98 г. Формат $60\times90^{1}/_{16}$
Усл. печ. л. 12,4, уч.-изд. л. 20,0. Тираж 1000 экз. Заказ № 26.

Редакционно-полиграфическое объединение СО РАСХН, ротапринт
633128, Новосибирская область, пос. Краснообск